

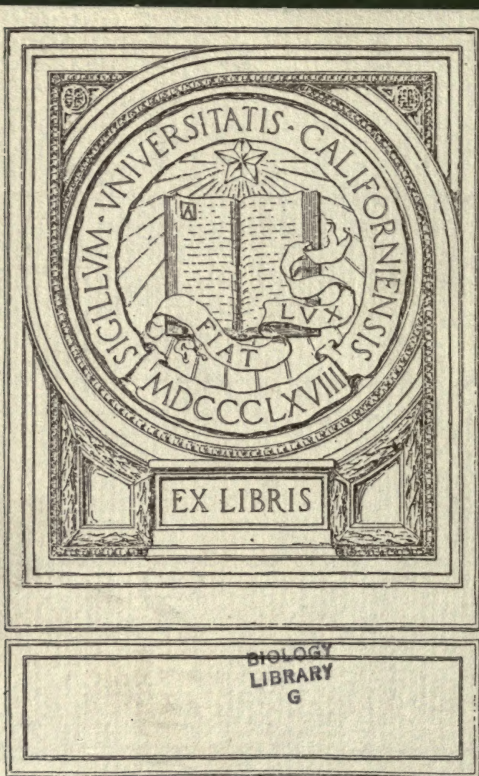
HANDBUCH DER  
BIOLOGIE DER WIRBELTIERE  
VON  
M. HILZHEIMER

---

Unter Mitwirkung von  
O. HAEMPEL

FERDINAND ENKE IN STUTTGART















# HANDBUCH DER BIOLOGIE DER WIRBELTIERE.

Von

**DR. M. HILZHEIMER,**  
PRIVATDOZENT AN DER TECHNISCHEN HOCHSCHULE IN STUTTGART.

Unter Mitwirkung von

**Dr. phil. O. HAEMPEL,**  
PRIVATDOZENT AN DER K. K. HOCHSCHULE FÜR BODENKULTUR IN WIEN.

---

MIT 599 TEXTABBILDUNGEN.



STUTTGART.  
VERLAG VON FERDINAND ENKE.  
1913.



Das Übersetzungsrecht wird vorbehalten.

Copyright 1913 by Ferdinand Enke, Publisher, Stuttgart.





## Vorwort.

---

Als vor drei Jahren der Verlag F. Enke an mich herantrat mit der Aufforderung, ein Handbuch der Biologie der Wirbeltiere zu schreiben, habe ich es mir lange überlegt, ob ich mich an die schwere Aufgabe heranwagen sollte. Ich tat es schließlich, nachdem mir der Verlag die Wahl von Mitarbeitern gestattet hatte. Beim Durchsprechen des Planes mit älteren, befreundeten Fachgenossen rieten mir diese entschieden vom Heranziehen von anderen Autoren ab, da die Einheitlichkeit des Werkes darunter leide. Je mehr mich nun der Gedanke an das Handbuch beschäftigte, um so mehr kam ich zu der Überzeugung, daß diese Ansicht richtig sei, zumal ich einigen eigenen und neuen Gedanken, die mich schon lange bewegten, gerne Ausdruck geben wollte. So habe ich denn wenigstens die Landwirbeltiere allein behandelt, selbst auf die Gefahr hin, daß bei dem ungeheuren Stoff, der zu bewältigen war und den einer allein vollständig zu beherrschen kaum imstande ist, hier und da Lücken aufbleiben würden. Dies schien mir aber gegenüber einer nicht einheitlichen Darstellung das kleinere Übel zu sein.

Nur für die Fische, die ja von den Landtieren erheblich abseits stehen, gelang es mir, in Herrn Privatdozent Dr. O s k a r H a e m p e l einen Mitarbeiter zu finden, der sich mit großer Bereitwilligkeit dieser schwierigen Aufgabe unterzog. Ihm sei an dieser Stelle mein bester Dank für seine Mühe ausgesprochen.

Was nun die Anordnung des Stoffes anlangt, so schien es mir am besten, die vier Stämme der Wirbeltiere für sich zu behandeln. Wenn dadurch auch manche Wiederholung nötig wurde, manches, wie Schutzfärbung, Anpassung an das Wasser zerrissen wurde, so schien mir dies ein geringes Übel zu sein, da ja jedesmal das gleiche innerhalb des einzelnen Stammes an derselben Stelle steht, zudem aber auch durch Hinweise und ein ausführliches Register leicht auffindbar ist.

Da ein Verständnis der Biologie der Tiere ohne eingehende anatomische Kenntnisse kaum möglich ist, so habe ich jedem Stamm eine anatomische Schilderung vorausgeschickt. Ich bin hierbei von den Reptilien ausgegangen, die ich für das Rückgrat der Landwirbeltiere halte, und habe die Anatomie der anderen Stämme nur so weit behandelt, wie sie Abweichungen davon bieten. Es wird sich also empfehlen, zuerst den Teil zu lesen, der die Anatomie



der Reptilien behandelt. Ihm geht eine eingehende Beschreibung der Lebensweise der Brückenechse voraus. Diese Heraushebung schien mir diesem Tiere, das das älteste und primitivste Landwirbeltier ist, zuzukommen, um so seine Bedeutung, die noch nicht in allen zoologischen Werken genügend hervortritt, zu kennzeichnen.

Zum Schlusse gebührt es mir, allen, die mich mit Rat und Tat bei diesem Werke unterstützten, auch öffentlich meinen besten Dank auszusprechen. Herr Direktor v. Sußdorf, Herr Oberstudienrat Lampert, Herr Prof. E. Fraas erlaubten mir in der liberalsten Weise die Benutzung der von ihnen verwalteten Sammlungen, deren Material die Vorlagen zu den Originalen dieses Buches bildeten. Herr Prof. Klaatsch und Herr Dr. O. Heinroth hatten die große Güte, mir einige Photographien, Herr Prof. Einar Lönnberg, mir einige Klischees zu überlassen. Fräulein Marian H. Mülberger hatte die Freundlichkeit, mit großer Ausdauer und Mühe die Zeichnungen für die Originalfiguren dieses Buches zu übernehmen. Herr Dr. Sternfeld hat in freundlicher Weise die Durchsicht der Nomenklatur der Reptilien übernommen und mir auch sonst einige Fingerzeige für diesen Abschnitt gegeben. Schließlich hat meine Frau mich beim Lesen der Korrekturen in hingebendster Weise unterstützt und namentlich die letzte Korrektur während meiner zweimonatlichen Abwesenheit fast allein besorgt.

Wenn nun auch seit Beginn der Arbeit manche biologischen Werke erschienen sind, so glaube ich doch, daß das vorliegende Buch wegen einer von den meisten abweichenden Auffassung des Begriffes Biologie neben jenen nicht ganz überflüssig erscheinen wird. Und es sollte mich freuen, wenn es instande ist, Lehrern, Studenten und Freunden der Biologie ein Führer in dieses Gebiet zu sein, aber auch den Fachgenossen einige Anregungen zu bieten. Auch für sie glaube ich an manchen Stellen neue Auffassungen gebracht zu haben.

Schwierigkeiten machte bei dem jetzigen Schwanken der Namen die Nomenklaturfrage. Um hier eine Einheitlichkeit zu erzielen, habe ich bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln die Kataloge des Britischen Museums, bei den Säugetieren Trouessarts bekannten Katalog, Supplement von 1904, zugrunde gelegt.

Les Eyzies, den 17. Oktober 1912.

**Dr. Max Hilzheimer.**



# Inhaltsverzeichnis.

**Fische.** Bearbeitet von Dr. phil. O. Haempel.

## **I. Allgemeine anatomisch-physiologische Übersicht.**

	Seite
Bau des Fischkörpers und seine Lebenstätigkeit . . .	3—74
1. Körpergestalt, Größe, Wachstum und Lebensdauer . . .	3
2. Das Skelett der Fische . . . . .	6
3. Haut und Muskulatur . . . . .	13
4. Das Nervensystem der Fische . . . . .	19
5. Die Sinnesorgane . . . . .	22—41
a) Der Geruchs- und Geschmackssinn . . . . .	22
b) Hautsinnesorgane . . . . .	25
c) Das Sehorgan . . . . .	30
d) Das Gehörorgan . . . . .	38
6. Die Organe der Ernährung und Verdauung . . . . .	41
7. Die Atmungsorgane . . . . .	49
8. Das Gefäßsystem . . . . .	56
9. Die Schwimmblase . . . . .	60
10. Die Exkretionsorgane . . . . .	64
11. Die Fortpflanzungsorgane . . . . .	65

## **II. Die Fische in ihrer Abhängigkeit von den chemisch-physikalischen Bedingungen ihres Wohnraumes.**

A. Das Wasser als Lebenselement der Fische . . . . .	75—89
1. Der Salzgehalt des Wassers . . . . .	75
2. Der Gasgehalt des Wassers . . . . .	79
3. Die Temperatur des Wassers . . . . .	81
4. Tiefe, Druck- und Lichtverhältnisse im Wasser . . . . .	87
B. Die Anpassungserscheinungen der Fische . . . . .	89—96
1. Ufer- und pelagische Fische . . . . .	90
2. Tiefsee- und benthonische Fische . . . . .	93
C. Die Luft als temporäres Aufenthaltsmedium der Fische . . . . .	97—101
1. Landwanderungen . . . . .	97
2. Kletter- und Flugfische . . . . .	99

## **III. Die Lebensäußerungen der Fische in Beziehung zu anderen Lebewesen.**

A. Gleicher Art . . . . .	102—137
1. Die Fortpflanzung der Fische . . . . .	102
2. Schwarmbildung und Wanderungen . . . . .	123
3. Variation, Rassenbildung und Vererbung . . . . .	130



	Seite
B. Verschiedener Art . . . . .	137—169
1. Die Nahrung der Fische . . . . .	137
2. Schutzfärbung, Mimikry, Fang- und Abwehrmittel . . . . .	146
3. Synökie, Symbiose, Parasitismus . . . . .	156
4. Parasiten, Krankheiten und Feinde der Fische . . . . .	161
5. Der Fisch als Zuchtobjekt des Menschen . . . . .	165
Literatur . . . . .	170

## **Amphibien.** Bearbeitet von Dr. M. Hilzheimer.

### **I. Allgemeine anatomisch-physiologische Übersicht.**

1. Diagnose . . . . .	179
2. Skelett . . . . .	180
3. Verdauungstraktus . . . . .	183
4. Atmungsorgane . . . . .	185
5. Blutkreislauf . . . . .	188
6. Nervensystem . . . . .	190
7. Sinnesorgane . . . . .	192
8. Muskulatur . . . . .	193
9. Integument . . . . .	194
10. Fortpflanzungsorgane . . . . .	195
11. Eier . . . . .	196
12. Larven . . . . .	197
13. Neotenie, Geschlechtsreife, Alter . . . . .	197
14. Lebensfähigkeit und Regeneration . . . . .	200

### **II. Anpassungen der Amphibien an ihren Wohnort.**

1. Klima . . . . .	202
2. Landanpassungen . . . . .	202
3. Klettern . . . . .	204
4. Färbung . . . . .	206

### **III. Lebensäußerungen der Amphibien in Beziehung zu anderen Lebewesen.**

A. Gleicher Art . . . . .	209—225
1. Fortpflanzung der Amphibien . . . . .	209
2. Zusammenleben . . . . .	225
B. Verschiedener Art . . . . .	225—230
1. Nahrung . . . . .	225
2. Waffen und Schutzeinrichtungen . . . . .	227
3. Nutzen und Schaden . . . . .	229

## **Reptilien.** Bearbeitet von Dr. M. Hilzheimer.

<b>I. Die Lebensweise der Brückenechse</b> . . . . .	233
Literatur über Sphenodon . . . . .	235

**II. Allgemeine anatomisch-physiologische Übersicht.**

Seite

1. Skelett . . . . .	237
2. Verdauungstraktus . . . . .	249
3. Atmungsorgane . . . . .	255
4. Blutkreislauf . . . . .	258
5. Nervensystem . . . . .	261
6. Sinnesorgane . . . . .	269
7. Muskelsystem . . . . .	283
8. Integument . . . . .	285
9. Urogenitalsystem . . . . .	286
10. Wachstum und Alter . . . . .	289
11. Bewegung . . . . .	291

**III. Anpassungen der Reptilien an ihren Wohnort.**

1. Klima . . . . .	294
2. Landanpassungen . . . . .	296
3. Unterirdische Lebensweise . . . . .	304
4. Anpassung an Wüsten und Steppen . . . . .	309
5. Klettern . . . . .	313
6. Fallschirmbildungen und Flugeinrichtungen . . . . .	318
7. Anpassung an das Wasserleben . . . . .	322
8. Anpassungen an mehrere Medien . . . . .	336
9. Färbung . . . . .	337

**IV. Lebensäußerungen der Reptilien in Beziehung zu anderen Lebewesen.**

A. Gleicher Art . . . . .	342
1. Fortpflanzung der Reptilien . . . . .	342
2. Zusammenleben . . . . .	352
B. Verschiedener Art . . . . .	354
1. Nahrung . . . . .	354
2. Waffen und Schutzeinrichtungen . . . . .	363
3. Nutzen und Schaden . . . . .	373

**Vögel.** Bearbeitet von Dr. M. Hilzheimer.**I. Anatomisch-physiologischer Teil.**

1. Skelett . . . . .	377
2. Verdauungstraktus . . . . .	385
3. Urogenitalsystem . . . . .	387
4. Atmungsorgane . . . . .	387
5. Blutkreislauf . . . . .	390
6. Nervensystem . . . . .	391
7. Sinnesorgane . . . . .	392
8. Muskulatur . . . . .	399
9. Integument . . . . .	400
10. Eier . . . . .	407
11. Alter . . . . .	410
12. Der Vogelflug . . . . .	410
13. Wanderzug . . . . .	424



**II. Anpassungen der Vögel an ihren Wohnort.**

Seite

Wüsten und Steppen . . . . .	444
Klettern . . . . .	445
Wasserleben . . . . .	447
Färbung . . . . .	455

**III. Lebensäußerungen der Vögel in Beziehung zu anderen Lebewesen.**

A. Gleicher Art . . . . .	461—486
1. Verhalten der Geschlechter . . . . .	461
2. Sorge für die Nachkommen . . . . .	475
B. Verschiedener Art . . . . .	486—520
1. Anpassung an die Nahrung . . . . .	486
2. Verhalten zu fremden Lebewesen . . . . .	514

**Säugetiere.** Bearbeitet von Dr. M. Hilzheimer.**I. Allgemeine anatomisch-physiologische Einleitung.**

1. Diagnose . . . . .	523
2. Skelett . . . . .	526
3. Verdauungstraktus . . . . .	535
4. Atmungsorgane . . . . .	542
5. Blutkreislauf . . . . .	543
6. Nervensystem . . . . .	544
7. Sinnesorgane . . . . .	548
8. Muskelsystem . . . . .	552
9. Integument . . . . .	553
10. Urogenitalsystem . . . . .	565
11. Trächtigkeitsdauer, Reifezeit und Alter . . . . .	569

**II. Anpassungen an die Umgebung.**

1. Klima . . . . .	571
2. Graben und unterirdische Lebensweise . . . . .	588
3. Wüsten, Steppen, schneller Lauf . . . . .	598
4. Klettern und Baumleben . . . . .	612
5. Fallschirmbildungen und Flugeinrichtungen . . . . .	622
6. Wasserleben . . . . .	627
7. Nächtliche Lebensweise . . . . .	646
8. Färbung . . . . .	647

**III. Lebensäußerungen der Säugetiere in Beziehung zu anderen Lebewesen.**

A. Gleicher Art . . . . .	654—659
1. Fortpflanzung der Säugetiere . . . . .	654
2. Zusammenleben . . . . .	657
B. Verschiedener Art . . . . .	659—714
1. Anpassung an die Nahrung . . . . .	659
2. Wasser- und Schutzeinrichtungen . . . . .	693
Literatur . . . . .	715
Register . . . . .	731

# FISCHE.

Bearbeitet von Dr. O. HAEMPEL in Wien.

---







# I. Allgemeine anatomisch-physiologische Übersicht.

---

## Bau des Fischkörpers und seine Lebenstätigkeit.

### 1. Körpergestalt, Größe, Wachstum und Lebensdauer.

Die Fische stehen auf der untersten Stufe des Wirbeltierstammes. Als typische Wasserbewohner ist ihre Körpergestalt dem feuchten Element völlig angepaßt. Man pflegt dieselbe in der Regel von einer gemeinschaftlichen Grundgestalt, der Spindel, abzuleiten. Sehen wir hier vorerst von den oft abenteuerlich gestalteten Grundformen ab, so trifft dieser Vergleich im großen und ganzen für die guten Schwimmer (nektonische Fische) zu. Unter diesen unterscheiden *Abel* und *Schlesinger* drei Grundtypen, nämlich den fusiformen, den sagittiformen und den taenioformen Typus. Der erstgenannte ist der weitaus verbreitetste; es ist der Torpedotypus (s. Fig. 1 a). Der Körper hat die Gestalt einer vorn verdickten, nach rückwärts stark verjüngten und seitlich zusammengedrückten Spindel, während die Körperhöhe der Breite meist gleicht. Der Lokomotionsapparat ist nach Art eines Propellers am Hinterende gelegen und stets mächtig ausgebildet. Die paarigen Flossen dienen nicht als Ruder, sondern zum Balancieren des Körpers. Fische, die diesen Typus besitzen — es gehören hierher alle guten und ausdauernden Schwimmer, wie Haie, Thunfische, Makrelen, Lachse u. a. — sind befähigt, weite Gebiete des Ozeans zu durchschwimmen und Schiffen tagelang zu folgen. Zum zweiten, dem sogenannten sagittiformen oder Pfeiltypus (s. Fig. 1 b), rechnet *Schlesinger* diejenigen Fische, deren langgestreckter, seitlich komprimierter Körper vom spitzen Kopf an meist rasch nach hinten an Höhe zunimmt und bis zum Schwanzteil gleichbleibt. Als Hauptmerkmal bezeichnet er die Gegenüberstellung von After und Rückenflosse in der Nähe des mächtigen Schwanzruders. Diesem Typus sind alle Fische einzureihen, welche sich ihre Nahrung durch „Stoßrauben“ suchen, wie der Hecht (*Esox*), Hornhecht (*Belone*), Makrelenhecht (*Scomberesox*), Röhrenmaul (*Aulostoma*) u. a.; durch die Anpassung ihres Körpers an den Pfeiltypus wird ein rasches und zielsicheres Losschießen

auf die Beute ermöglicht. Während die beiden eben besprochenen Typen Anpassungen an bewegte Wasserschichten oder an eine durch die Ernährung

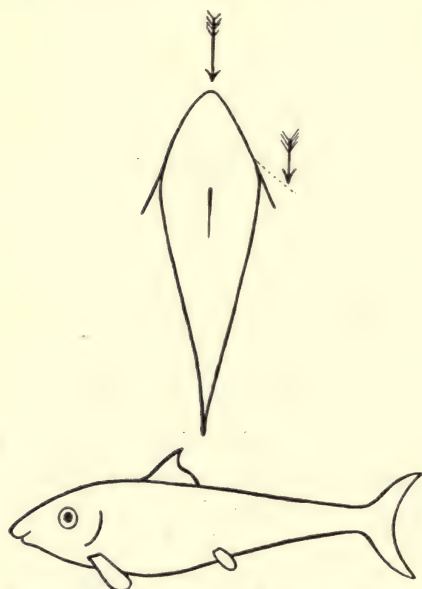


Fig. 1a. Schematische Darstellung des Torpedotypus. (Nach Schlesinger.)

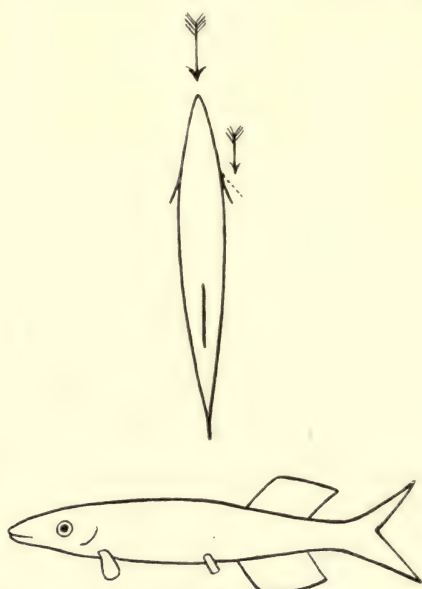


Fig. 1b. Schematische Darstellung des Pfeiltypus. (Nach Schlesinger.)

bedingte bestimmte Art der Fortbewegung darstellen, ist der dritte Typus, der taenioforme oder bandförmige, eine Anpassungsform für jene nektonischen Fische, die sich in ruhigeren Regionen des Meeres aufhalten. Es sind die sogenannten Bandfische, bei denen die Fortbewegung durch schlängelnde Bewegung des ganzen Körpers geschieht, Fische, die meist bedeutende Tiefen des Meeres bewohnen. Zu ihnen gehören z. B. der Degenfisch (Tri-

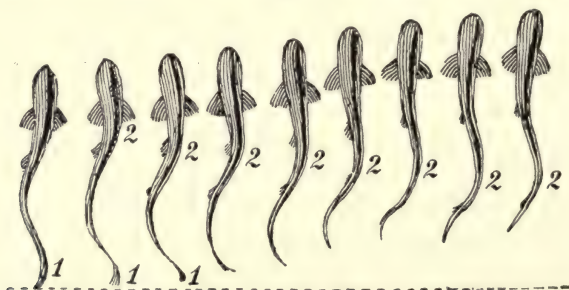


Fig. 2. Schwimmbewegungen des Katzenhaies. Das Fortschreiten der Wellen 1 und 2 über den Körper von vorn nach hinten ist deutlich erkennbar.

(Nach Momentaufnahme von Marey.)

chiurus), Heringskönig (Regalecus), von Süßwasserfischen der Aal (Anquilla) und andere. Auch gewisse Haie (Selachier), deren Hinterkörper seitlich



zusammengedrückt erscheint, können in den taenioformen Typus eingereiht werden. Die genannten Fische bewegen sich stets in schlängelnder Bewegung, wobei entweder der ganze Körper oder nur der Schwanzteil dieselbe ausführt. Die Schwimmbewegung beginnt durch Kontraktion der Längsmuskulatur mit wenigen S-förmigen Bogen; bei zunehmender Vorwärtsbewegung wird die Bogenzahl gesteigert, so daß die Schwimmbewegung

als seitliche Wellenbewegung des ganzen Leibes erscheint (s. Fig. 2). Innerhalb der genannten drei Haupttypen wechselt die Körperform in mannigfaltiger Weise und geht in die sonderbarsten Formen über. Sie hängt im wesentlichen vom Aufenthaltsorte des Fisches ab. Die größte Mannigfaltigkeit weisen die Meeresfische auf. Ich erinnere hier nur kurz an die plattgedrückten Schollen oder die dorsoventralen Rochen mit ihrer undulatorischen (wellenförmigen) Fortbewegungsart (s. Fig. 3), den plumpen See-teufel (*Lophius*), den Kugelfisch (*Tetrodon*), den Klumpfisch (*Orthogoriscus*) und die abenteuerlichen Tiefseefische (*Macropharynx*, *Stylophthalmus*, *Melanocoetus* u. a.), deren Kenntnis wir der trefflichen Arbeit **Brauers** verdanken.

Die Größe der Fische variiert außerordentlich. Zu den kleinsten Formen zählen wir *Mistichthys luzonensis* L. von den Philippinen, ein Fischchen, das nur 12—14 mm erreicht, und den Gobiiden *Latrunculus pelucidus* Nardo, einen kleinen Fisch mit durchscheinendem Körper, biologisch interessant auch dadurch, daß derselbe das einzige Wirbeltier mit einjähriger Lebensdauer vorstellt. Die größten lebenden Süßwasserfische dürften *Arapaima gigas* Cuv., ein Bewohner der brasilianischen Flüsse, mit einer Länge von bis zu 4,5 m und *Acipenser huso* L. (Hausen) mit 5—6 m Länge sein. Die größten Riesen beherbergt aber das Meer. Namentlich die Haie stellen einige Kolosse, z. B. *Rhinodon typicum* S., welcher eine Länge bis zu 20 m erreicht, ferner *Carcharodon Rondeletii* (13 m) und *Selache maxima* C. (10 m). Auch der oben schon erwähnte Heringskönig (*Regalecus*) wurde mit einer Länge von 6 m beobachtet. Solche Riesen sind natürlich Ausnahmen und gehören lediglich den tiefen Meeren an. Im Süßwasser sind Fische von den erwähnten

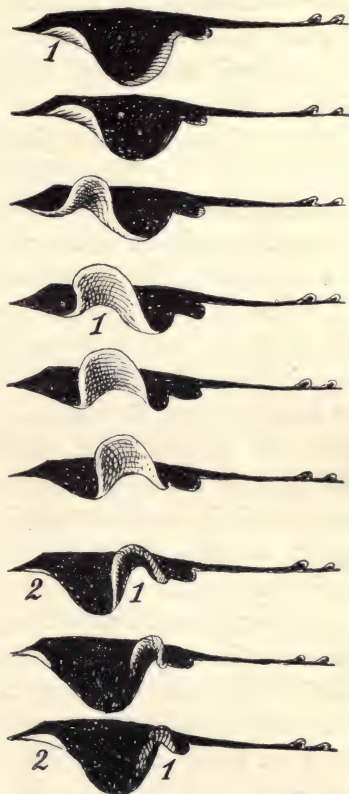


Fig. 3. Flossenbewegungen eines Rochen, zeigen das Fortschreiten der Wellen 1 und 2 von vorn nach hinten über die Flosse bei unbewegter Wirbelsäule. (Nach Momentaufnahme von Marey.)

Größen erst recht Raritäten, wenigstens in den zivilisierten Gegenden, eine Erscheinung, die wohl der gesteigerten Verfolgung und Verbesserung der Fangmethoden, der Verminderung der natürlichen Nahrung durch Wasserbauten usw. zugeschrieben werden kann. Was das individuelle Wachstum der Fische betrifft, so dauert dasselbe im Gegensatz zu dem der höheren Wirbeltiere wahrscheinlich bis zu ihrem Lebensende fort. Und zwar vollzieht es sich in den ersten Lebensjahren am intensivsten (Beispiel: der Lachs, der im zweiten Lebensjahre bereits 3—6 Pfund Gewicht erreicht), während mit zunehmendem Alter das Tempo ein langsameres wird und an Stelle des Längen- mehr ein Dickenwachstum tritt. Ferner ist bei den meisten Knochenfischen eine jahreszeitliche Schwankung im Wachstum festgestellt. Das Alter dieser Fische läßt sich, wie weiter unten bei Besprechung der Schuppen noch ausführlicher ausgeführt werden wird, wenigstens bis zu einem gewissen Grade durch eine Schicht- und Ringbildung der Schuppen, Otolithen und gewisser Kopfknochen bestimmen. Diese Erscheinung ist eine Folge der Periodizität des Wachstums und direkt abhängig von dessen Schwankung im Verlaufe eines Jahres.

Die Frage, welches Alter überhaupt ein Fisch erreicht, ist nicht sicher zu beantworten. Vermutlich gibt es auch unter den Fischen Arten, denen bald ein längeres, bald ein kürzeres Dasein beschieden ist, je nachdem äußere oder innere Faktoren, wie Feinde, Krankheiten u. dgl., auftreten oder ausbleiben. In den meisten Fällen wird der Tod aber durch Krankheiten verschiedenster Art frühzeitig herbeigeführt, sei es, daß dieselben individueller oder epidemischer Art sind. In der Literatur finden sich einige wenige Angaben über das hohe Alter einiger Fische, die ich aber mit großer Reserve hier wiedergebe. So berichtet Buffon vom Karpfen, daß er bis 150 Jahre alt wird; und im Volke hat sich die Meinung befestigt, daß solchen hundertjährigen Karpfen „Moos auf dem Kopfe wachse“. Im weiteren wird ein Hecht von 267 Jahren erwähnt. Schollen sollen bis 30 Jahre alt werden. Auch Welsen wird von verschiedenen Autoren ein hohes Alter zugeschrieben.

## 2. Das Skelett der Fische.

Wie bei allen Wirbeltieren, so unterscheidet man auch bei Fischen ein zentrales oder Achsenskelett, das den Schädel und dessen Fortsetzung, die Wirbelsäule mit den verschiedenen Ausstrahlungen, den Rippen und Muskelgräten umschließt, ferner das Visceralskelett, das aus Bogen gebildet wird, die mehr oder minder den Nahrungskanal umschließen, und schließlich das Skelett der paa ren und un paa ren Extremitäten. Auf der niedersten Stufe steht, was die Ausbildung des Skeletts betrifft, bekanntlich das Lanzettfischchen (Amphioxus). Hier findet sich die Wirbelsäule in ihren ersten Anfängen, der ungliederten Chorda dorsalis; von



ihr gehen die membranösen Stützorgane nach der Rücken- und Bauchseite aus und bilden zusammenhängende Röhren und Platten. Auch bei den Rundmäulern (Cyclostomen) bleibt die Chorda dorsalis das Hauptstützorgan des Körpers; dazu treten noch einzelne Knorpelstückchen, welche einzeln in dem das Nervenrohr und die Chorda umgebenden Bindegewebe liegen. Bei den Haien (Selachiern) entsteht schon die knorpelige Wirbelsäule, indem knorpelige Wirbelkörper sich um die Chorda herumlegen und ein oberes und unteres Paar Bogen tragen (Neurapophysen, Haemapophysen). Auch kommt es bereits zur Ausbildung von knorpeligen Rippen. Die Chorda wird durch stetes Wachstum der Wirbelkörper eingeengt und bleibt in ihrer ursprünglichen Gestalt nur zwischen den Wirbelkörpern erhalten. Auf diese Art entsteht die Doppelkegelform der Wirbelkörper, die man mit bikonkav oder amphicoel bezeichnet. Die Wirbelkörper bleiben, wie schon erwähnt, stets knorpelig, doch können in ihnen schon Kalkabsonderungen nachgewiesen werden. In der Gruppe der Schmelzschupper (Ganoiden) kommt es dann zur teilweisen Verknöcherung der Wirbelsäule, deren höchste Vollendung bei den Knochenfischen (Teleostiern) zu verzeichnen ist. An die Stelle der Chorda dorsalis ist als Stützorgan die knöcherne Wirbelsäule getreten und hat erstere bis auf geringe Reste zwischen die Wirbelkörper zurückgedrängt. Die Zahl der Wirbel ist bei den verschiedenen Gruppen sehr variabel. Bei den meisten Süßwasserfischen zählt man deren 70 bis 80 Stück, der Aal besitzt deren an 200; die größte Anzahl haben die Haie (über 400 Stück), die geringste wohl der Klumpfisch (*Orthogoriscus*) aufzuweisen (15—16). Interessante Verhältnisse zeigt bei den Fischen die Schwanzregion der Wirbelsäule. Wir unterscheiden beim Fischschwanz drei Formenbildungen. So endet bei *Amphioxus*, den Neunaugen, den Lungenfischen (Dipnoern) und dem Aal die Wirbelsäule hinten gerade und teilt den Schwanzteil in zwei vollkommen symmetrische Teile; der Schwanz heißt *dyphizerk* (s. Fig. 4 A). In einem anderen Falle liegt das Chordaende bzw. die Wirbelsäule nach oben und bewirkt dadurch eine vollkommen unsymmetrische Teilung des Schwanzteiles. Derselbe wird als *heterozerk* (s. Fig. 4 B) bezeichnet und kommt den Haien und Knorpelfischen (Ganoiden) zu. Im dritten Falle wird die innere Heterozerkie durch die Länge und Richtung der Flossenstrahlen verdeckt, so daß äußerlich eine Symmetrie der Flosse hergestellt erscheint: der Schwanz heißt *homozerk*. Dabei können die letzten Schwanzwirbel getrennt bleiben wie beim Schlammfisch (*Amia*, s. Fig. 4 C), oder zu einer einheitlichen Knochenspanne wie bei den Knochenfischen (Teleostiern, s. Fig. 4 D) verwachsen. Ähnlich wie die Wirbelsäule zeigt auch der Schädel eine Reihe fortschreitender Entwicklungsstufen bis zum knöchernen Schädel der Teleostier. Bei *Amphioxus* ganz fehlend, erscheint er bei den Neunaugen knorpelig oder sogar häutig, bleibt hier demnach noch auf dem Embryonalstadium stehen. Bei den Haien bildet er eine

einheitliche Knorpelkapsel, deren rückwärtiger Teil von der Chorda dorsalis durchsetzt wird. Erst bei den Stören gesellen sich der knorpeligen Schädelkapsel einzelne Knochenstücke hinzu. Dazu kommen verschiedene Knochen des Hautskelettes, das sich bei Schmelzschuppen (Ganoiden) über den

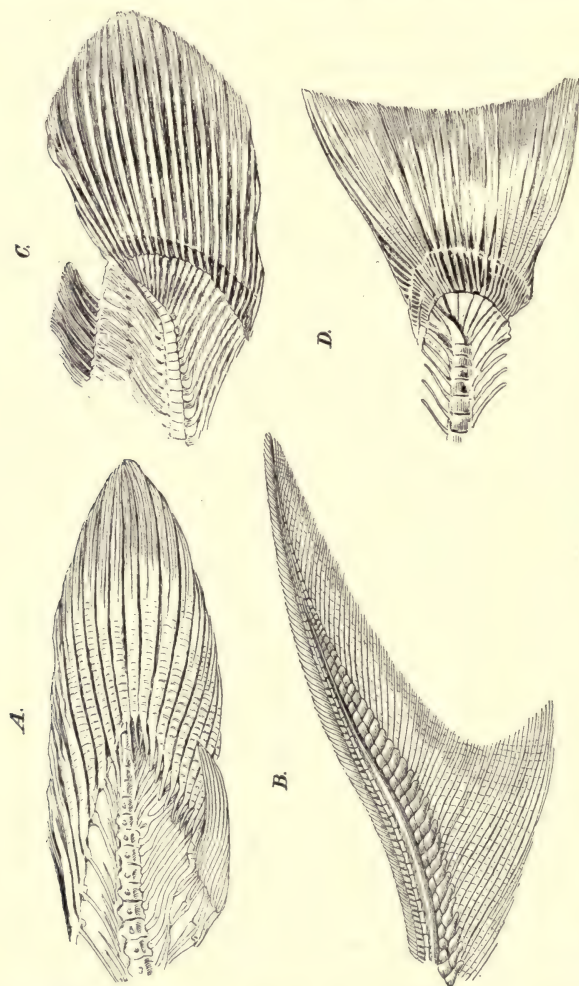


Fig. 4. Skelette der Schwanzflossen vom Djelleh (*Ceratodus*, A), Stör (*Acipenser*, B), Schlammfisch (*Amia*, C) und der Forelle (*Salmo*, D). (Aus Hesse.)

ganzen Körper erstreckt. Aber auch bei vollständiger Verknöcherung des Kopfskelettes bleiben noch Knorpelreste während des ganzen Lebens bestehen, wie man sich bei Knochenfischen (Hecht, Lachs, Karpfen) leicht überzeugen kann. Der knöcherne Kopf besteht aus einer Knochenkapsel zum Schutze des Gehirns und zur Aufnahme dreier Sinnesorgane; er zerfällt in einen nasalen, orbitalen und auditiven Abschnitt, dem noch ein vierter Teil, der sogenannte Wirbelschädel (occipitaler Teil), angegliedert ist. Auf die spezielle Anatomie der Kopfknochen kann hier nicht eingegangen werden.



Die Verbindung des Schädels mit der Wirbelsäule entbehrt in der Regel jeder Artikulation und gestattet nur eine äußerst geringe Beweglichkeit durch einfache Bandverbindung zwischen den Wirbeln. Die feste Verbindung ist für das Wasserleben der Fische von großer Wichtigkeit, da ja der Schädel beim Schwimmen direkt als Wellenbrecher fungiert, was bei einer gelenkigen Verbindung nicht möglich wäre. Auch die Beschaffenheit des *Viszeralskelettes* steht mit dem Aufenthalte im Wasser in unmittelbarem Zusammenhange. Es besteht aus sieben Bogen. Der vorderste ist der Kieferbogen, welcher in seiner oberen Hälfte aus den Gaumenbeinen (Palatinum), Flügelbeinen (Pterygoid) und Quadratbeinen (Quadratum) zusammengesetzt erscheint, in seiner unteren Hälfte aus dem Unterkiefer (Mandibulare) gebildet wird. Zu diesem Bogen zählen noch der Zwischenkiefer (Prämaxillare) und der sehr variable, meist zahnlose Oberkiefer (Maxillare). Der zweite Bogen ist der Zungenbeinbogen; er zerfällt gleichfalls in zwei Abschnitte, von denen der obere den Tragapparat des Unterkiefers darstellt, während der untere, der echte Zungenbeinbogen, eine Anzahl von Stäben zur Stütze der Kiemenhaut trägt. Daran schließen sich vier Kiemenbogen zum Tragen der Kiemenblättchen und endlich der Schlundbogen, welcher in seiner oberen Hälfte oft verkümmert ist und den Namen unterer Schlundknochen führt. Was die phylogenetische Entwicklung des *Viszeralskelettes* betrifft, so ist dieselbe der des Schädels sehr ähnlich. Auch hier unterscheidet man einen knorpeligen Zustand, der allein den Haien zukommt, und einen knöchernen, welcher allen höheren Fischen eigen ist. Im Anschlusse an das *Viszeralskelett* sei noch die Ausbildung des Kiemendeckelapparates (Operculum) erwähnt, welcher aus einer Anzahl knöcherner Platten und Stacheln besteht und zum Schutze des Kiemenapparates dient.

Ich komme zum dritten Teile des Skelettes, dem *Extremitätenskelett*. Wir unterscheiden bei den Fischen paarige und unpaarige Flossen. Zu den letzteren gehören die Rückenflosse (Pinna dorsalis), die entweder in Ein- oder Zweizahl vorkommt, ferner die Schwanzflosse (Pinna caudalis) und die hinter dem After liegende Afterflosse (Pinna analis). Dazu kommt noch die strahlenlose Fettflosse der Salmoniden, Siluriden und Characiniden (Pinna adiposa). Zu den paarigen Flossen zählen die Brustflossen (Pinnae thoracicae) und die Bauchflossen (Pinnae abdominales). Das System der unpaaren Flossen ist der embryonalen Anlage nach auf eine mediane Hautfalte zurückzuführen, die über den Rücken und Schwanz bis zum After verläuft und später unterbrochen wird, so daß dann die oben genannten Einzelflossen entstehen. Was die paarigen Flossen betrifft, so sind sie den vorderen und hinteren Gliedmaßenpaaren vollständig homolog. Das Bauchflossenpaar kann mitunter nach vorne verlagert werden, selbst sogar vor das Brustflossenpaar zu liegen kommen. Man spricht dann von

Bauch-, Brust- und Kehlflössern. Das Skelett der unpaaren Flossen wird von basalen knorpeligen oder knöchernen Flossenträgern gebildet, während der periphere Flossensaum bei Haien (Selachiern) und Lurchfischen (Dipnoern) durch Hornfäden gestützt wird. Nach neueren Untersuchungen von B r o h l bestehen diese Hornfäden nicht aus einer hornartigen, sondern einer der elastischen Substanz nahestehenden Masse; man bezeichnet sie daher besser als Elastoidinfäden. Auch die Fettflosse der Salmoniden enthält solche. Bei den Knochenfischen enthält der Flossensaum knöcherne Flossenstrahlen, welche nichts anderes als Hautverknöcherungen darstellen. Die Zahl der Flossenstrahlen ist für jede Fischart innerhalb gewisser Grenzen konstant und wird daher zur Bestimmung der einzelnen Arten verwendet. Als Tragapparate der paarigen Flossen fungieren der Schulter- und Beckengürtel, bogenförmige Skelettstücke, welche bei den Haien (Selachiern) nur in die Haut eingelassen sind. Das nämliche gilt auch für den Beckengürtel aller übrigen Fische.

Paarige und unpaarige Flossen kommen nicht allen Fischen zu. So fehlen die ersteren stets den Rundmäulern (Cyclostomen), den Kurzschnäzalen (Symbranchiden) und der Muräne, während die Bauchflossen bei vielen Knochenfischen rückgebildet sind, z. B. bei den Haftkiefern (Plectognathen), Aalen (Apodes), beim Schwertfisch (Xiphias), Klumpfisch (Orthogoriscus), Butterfisch (Centronotus), Seepferdchen (Hippocampus) u. a. Ein Fehlen der Schwanzflosse ist konstatiert beim Zitteraal (Gymnotus), Degenfisch (Trichiurus), Seepferdchen (Hippocampus), Meerengel (Rhina squatina Dum.). Auch die Afterflosse kann verkrümmt sein oder vollständig fehlen, wie dem Flugfisch (Exocoetus volitans L.), Heringskönig (Regalecus), dem Hai Pristiophorus und den Rochen.

Biologisch interessant ist ferner bei einigen Fischen die Umwandlung der paarigen Flossen zu verschiedenen Hilfsorganen. Die Flossen können den erheblichsten Gebrauchsveränderungen unterliegen und dann als Flugapparate, Tast-, Geh- und Sprungwerkzeuge, als Haftscheiben und Kopulationsorgane funktionieren. So sind z. B. bei allen fliegenden Fischen, wie Exocoetus, Daktylopterus, Pantodon u. a., die Brustflossen zu Flugorganen umgebildet, von denen auf S. 99 ausführlich die Rede ist. Bei den Schlammhüpfern Periophthalmus und Boleophthalmus (s. S. 98) dienen sie zum Klettern auf Bäume, beim Knurrhahn (Trigla) zur Gangbewegung. Bei letzterem besitzen die Brustflossen an ihrer Vorderseite drei Flossenstrahlen, die gelenkig an den Körper angesetzt erscheinen und wie Beine abwechselnd auf den Boden gestemmt und bewegt werden können, wodurch der ganze Fischkörper getragen und vorwärts geschoben wird (s. Fig. 5).

Eine eigenartige Umbildung der Bauch- und Rückenflossen ist jene zu Saugscheiben. Fische, die solche besitzen, sind folgende: der gemeine See- hase (Cyclopterus), die Meergrundeln (Gobiiden) und der Schiffshalter



(Echeneis). Während beim Seehasen und den Meergrundeln die Haftscheibe durch Vereinigung der beiden Bauchflossen zustande kommt und vorwiegend zum Anheften an Steinen u. dgl. dient, trägt der Schiffshalter seine

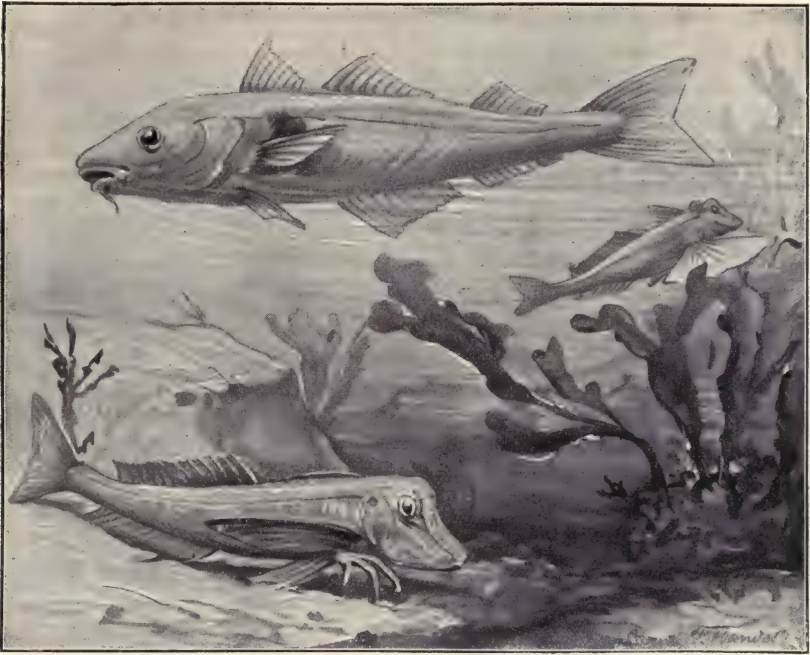


Fig. 5. Trigla (unten) am Boden einherschreitend. (Nach Thesing.)

große Saugscheibe auf der Oberseite des Kopfes (s. Fig. 6). Sie ist umgeben von einem drüsigen Randwulst und enthält eine gewisse Zahl durch Knochenlamellen gestützte Plättchen mit gezähneltem Rande. Dieselben sind beweglich und werden durch besondere Muskelsysteme aufgerichtet, wodurch der Boden der Scheibe von dem sich anlegenden Körper entfernt wird und dadurch ein Unterdruck entsteht, durch den eine feste Verbindung beider



Fig. 6. Schiffshalter. (Aus Kraepelin.)

hergestellt wird. Der Vergleich mit der einzigen fossilen Art dieses Fisches zeigt, daß die Saugscheibe sukzessive auf den Kopf vorgerückt ist und wahrscheinlich aus einer umgewandelten Rückenflosse hervorgegangen ist, wofür

auch die Innervation spricht. Über den Pseudoparasitismus dieses Fisches s. S. 157. Eine weitere Umwandlung von Flossen ist jene zu Tastorganen. So ist beim Gurami (*Osphromenus olfax* C. V.) der erste Strahl der kehlständigen Bauchflossen auf Körperlänge des Fisches ausgezogen und dient zum Abtasten des Bodengrundes. Das gleiche ist bei seinem nahen Verwandten, dem gestreiften Gurami (*Trichogaster fasciatus* Schm.) der Fall. Ferner muß ich an dieser Stelle die Umwandlung der Flossen zu Kopulationsorganen erwähnen, wie wir sie bei den Haien (Selachiern), Chimären (Holocephalen) und den Zahnkarpfen (Cyprinodonten) vorfinden. Bei ersteren sind es vorwiegend die Bauchflossen, welche in den Dienst der Kopulation gestellt werden, bei den Zahnkarpfen ist dagegen die Afterflosse zu einem Begattungsorgan umgewandelt. Die Gestalt des letzteren variiert bei den einzelnen Fischfamilien und dient bei der Befruchtung hauptsächlich zum Festhalten an der Urogenitalpapille des Weibchens (s. S. 72). Endlich sei hier der Umwandlung einzelner Flossenstrahlen zu Giftapparaten gedacht, wie sie bei den Petermännchen (*Trachinus*), dem Froschfisch (*Thalassophryne*) und Drachenköpfen (*Scorpaeniden*) vorkommen. Gewöhnlich sind es die ersten Flossenstrahlen der Rückenflosse, welche Wunden schlagen und zugleich als giftleitende Apparate fungieren (s. S. 153).

Fragen wir nach der physiologischen Bedeutung der Flossen, so muß der Schwanzflosse als dem Hauptbewegungsorgan die erste Rolle zugewiesen werden. Der Fisch schlägt mit seiner Schwanzflosse abwechselnd nach rechts und links und schießt dadurch im Wasser nach vorwärts. Dabei erfolgt nach Hesse die Bewegung stets derart, daß die Wellen senkrecht zur Medianebene des Tieres verlaufen, also bei den meisten Fischen in der Horizontalebene; eine Wellenbewegung in der Medianebene dagegen fehlt den Fischen. Eine Ausnahme scheinen auf den ersten Blick die plattgedrückten Schollen zu machen; aber sie bewegen sich bekanntlich nach Art der Blutegel, d. h. sie schwimmen mit der Breitseite nach oben, wobei ihre Medianebene horizontal steht. Was die beiden anderen unpaaren Flossen, also Rücken- und Afterflosse, betrifft, so dienen sie dem Schiffskörper des Fisches als Kiel mit der Aufgabe, die Richtung und Lage beim Schwimmen zu erhalten. Bei plötzlicher Änderung der Schwimmrichtung werden sie aber sofort niedergelegt, um die Wendung nicht zu vereiteln. Die paarigen Flossen der Fische, Brust- und Bauchflossen, spielen für die Schwimmbewegung selbst eine ziemlich untergeordnete Rolle. Ihre Bedeutung als Steuerapparate ist indes nicht zu unterschätzen, indem sie dem Körper eine steigende oder fallende Richtung geben. Außerdem dienen beide Flossenpaare zur Erhaltung des Gleichgewichts. Bei einer schnellen Vorwärtsbewegung drückt der Fisch die paarigen Flossen dicht an den Leib an, bei langsamem Schwimmen dagegen faltet er sie aus. Auch bei ruhigem Schweben im Wasser werden vermittels der Brustflossen fächernde



Bewegungen ausgeführt, um den aus den Kiemenspalten austretenden Wasserstrom zu überwinden, welcher den Körper sonst vorwärts treiben würde. Da den paarigen und unpaaren Flossen, mit Ausnahme der Schwanzflosse, nur geringe Kraftleistungen obliegen, so sind sie im allgemeinen mit schwachen Muskeln ausgestattet und durch Weichteile mit dem übrigen Skelett befestigt. Hier machen einige Fische eine Ausnahme, bei denen die Fortbewegung nur durch Bewegung der Rücken- oder Afterflosse mit gleichzeitiger Unterstützung der paarigen Flossen erfolgt. Zu ihnen gehören der Petersfisch (*Zeus faber* L.), der Hornfisch (*Balistes*), die Seenadel (*Syngnathus*) und das Seepferdchen (*Hippocampus*). Bei diesen Fischen ist die Rückenflosse mit den Fortsätzen der Wirbelsäule durch Verknöcherung fix verbunden und die Flossenmuskulatur stark entwickelt. Beim Seepferdchen erfordert Kleinheit der Ruderfläche auch eine große Geschwindigkeit im Ablauf der Wellen, so daß die Flossenbewegungen ungeheuer rasch (15 bis 20 in der Sekunde) erfolgen müssen; trotzdem beträgt die Durchschnittsgeschwindigkeit beim Hinauf- und Hinabschwimmen nur 4 cm in der Sekunde (*Hesse*). Über Kraftleistungen und Ausdauer der guten Schwimmer wird im nächsten Kapitel die Rede sein.

### 3. Haut und Muskulatur.

Gleich den höheren Wirbeltieren baut sich bei den Fischen die Haut oder das Integument aus zwei Schichten, einer ektodermalen Epithellage, der Epidermis oder Oberhaut, und einer darunter gelegenen mesodermalen Bindegewebsschicht, der Kutis oder Lederhaut, auf. Die Epidermis besteht stets aus einigen Zellschichten; nur beim Lanzettfischchen (*Amphioxus*) ist sie einschichtig. Die oberen Lagen dieser Zellen, welche mit dem Wasser in stete Berührung kommen, sind flach abgeplattet und bilden nach außen hin in seltenen Fällen eine Verhornung; diese besteht dann aber immer nur aus einer Zelle. In den unteren Lagen sind die Zellen gleichmäßig polyedrisch und haben die Aufgabe, die an der Oberfläche gelegenen stets zu regenerieren. In der Epidermis finden sich Drüsen wie Schleimzellen, deren Sekret den Fisch überzieht und ihm die bekannte Schlüpfrigkeit verleiht. Die Lederhaut oder Kutis besteht hauptsächlich aus bindegewebigen Fasern, deren Bündel regelmäßig verlaufen und sich in den aufeinanderfolgenden Lagen diagonal überkreuzen. In ihr verlaufen Lymphgefäße, Blutgefäße, Nerven, und sind Fette und Farbstoffe abgelagert. Außerdem treten hier Verknöcherungen auf, welche das Hautskelett der Fische bilden.

Zu diesem rechnet man einerseits die Schuppen, anderseits gewisse Knochenplatten und Zahnbildungen. Fische, denen Hartgebilde beider Art fehlen, sind *Amphioxus*, die Rundmäuler (*Cyclostomen*), einige Rochen und Chimären sowie Knochenfische, wie der Koppen (*Cottus gobio* L.) und der

Wels (*Silurus glanis* L.). Als Ausgangspunkt von Hautverknöcherungen betrachtet man die Hautzähne der Selachier, die als Knochenplättchen in der Lederhaut entstehen und mit einem Hautzahn ausgestattet werden, welcher ebenfalls ein Kutisgebilde darstellt und von der Epidermis einen Schmelzüberzug erhält. Aus diesen Gebilden (Placoidschuppen) entstanden dann, wahrscheinlich durch Verschmelzung der Basalplättchen und Rückbildung der Zähnchen die Knochenplatten der Ganoiden (Schmelzschupper). Auch verschiedene Knochenfische besitzen einen derartigen Hautpanzer, wie der Panzerwels (*Callichthys*), der Koffersch (Ostracion), der Igelfisch (*Diodon*), das Seepferdchen (*Hippocampus*) und der Stichling (*Gasterosteus*).

Bei den Ganoidfischen begegnen wir aber auch den sogenannten Ganoidschuppen. Diese stellen rhombische, in Reihen angeordnete Schuppen vor, welche aus einer unteren Knochen- und einer oberen, dem Aussehen nach dem Schmelz ähnlichen, der sogenannten Ganoidschicht bestehen (z. B. beim Knochenhecht, *Lepidosteus*). Die meisten Knochenfische besitzen in eigenen Taschen der Kutis gelagerte Schuppen. Man kennt deren zweierlei, solche mit rundem Rande (Cycloidschuppen) und solche mit kammförmig gezähntem Hinterrande (Ctenoidschuppen). An ihnen lassen sich, wie Untersuchungen von H a s e in neuerer Zeit gezeigt haben, zwei Schichten unterscheiden, eine obere, die sogenannte Hyalodontinschicht, welche aus einer anorganischen, glasurartig homogenen Masse besteht, und eine untere, die Faserschicht, die aus parallel zur Schuppenfläche verlaufenden Lamellen gebildet wird. Diese Lamellen bestehen ihrerseits aus feinen Fibrillenbündeln, die in jeder Lamelle einander parallel verlaufen. Der Entstehung nach ist die Schuppe der Teleostier ein Mesodermgebilde. Interessant ist ferner der durch Agassiz geführte Nachweis der segmentalen Anordnung der Schuppen, die sich schon äußerlich durch die Übereinstimmung der Zahl der queren Schuppenreihen mit jener der Wirbel zeigt; sie spielt bei der Systematik eine wichtige Rolle (s. S. 131). H a s e konnte noch weitergehend zeigen, daß jedem Muskelsegment eine Schuppenreihe entspricht. Von biologischer Bedeutung ist die Altersbestimmung des Fisches auf Grund der konzentrischen Leisten oder Anwachsstreifen der Schuppen. Bei der mikroskopischen Betrachtung erkennt man deutlich einen verschiedenen großen Abstand der Leisten innerhalb der Schuppe. Hoffbauer fand, daß die weiter auseinanderstehenden Ringleisten im Frühjahr, die eng zusammenschließenden im Herbst gebildet werden. Der vollständige Stillstand des Wachstums im Winter wird durch das jähe Auftreten des nächsten zweiten Frühjahrsteiles nach dem engen Herbstteile des Vorjahres zum Ausdruck gebracht. Es wird also in jedem Jahre eine Wachstumszone gebildet, die aus weit- und enggebildeten Ringleisten besteht. Die Zahl dieser Zonen läßt das Alter des Fisches direkt erkennen (s. Fig. 7). Die gleiche Zonenbildung findet sich, wie hier kurz bemerkt sei,



auch an gewissen Kopfknochen, Wirbelkörpern und den Otolithen der Fische und gewährt damit eine Kontrolle für das an den Schuppen erhaltene Ergebnis.

Mit der Besprechung der Haut sei an dieser Stelle auch der physiologische Vorgang der Fischfärbung kurz behandelt. Was zunächst die farbenbildenden Elemente betrifft, so kommen deren drei in Betracht: Farbzellen oder Pigmentzellen (Chromatophoren), gefärbte Fetttropfchen (Lipochrome) und kleine kristallähnliche irisierende Gebilde von länglicher Form, sogenannte Guaninkristalle. Letztere haben ihren Sitz in einem unter der Schuppe gelegenen Häutchen, finden sich aber auch in und auf inneren Organen, wie z. B. dem Bauchfelle, der Schwimmblase vor. Sie bewirken die Silberfärbung der Fische. Durch diese ihre Eigenschaft werden sie bei manchen Fischen, z. B. der Laube (*Alburnus lucidus* Heck), sehr wertvoll und technisch zur Herstellung von künstlichen Perlen (sogenannter Pariser oder römischer Provenienz) verwendet. Die Chromatophoren oder Pigmentzellen sind meistens sternförmig verästelte Zellen (Sternzellen), in deren Inneren der aus feinsten Körnchen bestehende Pigmentfarbstoff abgelagert erscheint. Je nach der Färbung unterscheidet man schwarze Pigmentzellen (Melanophoren), gelbrote (Xanthophoren) und helle (Leukophoren), außerdem wurde noch beim schwarzäugigen Lippfisch (*Crenilabrus melops* Cuv.) ein blaues Pigment nachgewiesen. Die Chromatophoren sind meistens zwischen Ober- und Unterhaut in großer Zahl abgelagert und einer Eigenbewegung fähig. Auf dieser beruht der Farbwechsel der Fische. Unter dem Einfluß des Nervensystems (Tastsinn) und der Lichtreizung können sich die Chromatophoren ausdehnen und zusammenziehen; im ersteren Falle verteilen sich die in ihnen angehäuften Farbstoffkörperchen auf eine größere Fläche, wodurch eine intensive Färbung der Haut eintritt, im anderen Falle werden die Farbstoffelemente konzentriert, was ein Abfärben bzw. Abblassen zur Folge hat.

Diese physiologischen Vorgänge stehen, wie schon erwähnt, unter dem Einfluß des Nervensystems. v. Frisch konnte an diesem zwei Zentren für Pigmentkontraktion feststellen; das eine als Hauptzentrum am Vorderende des verlängerten Markes, das andere im Rückenmark von der Region des 15. Wirbels bis gegen den Kopf. Wird das Hauptzentrum in Erregung gebracht, so erfolgt prompt Pigmentballung, während eine Zerstörung desselben Expansion der Pigmentzellen nach sich zieht. Das Nebenzentrum

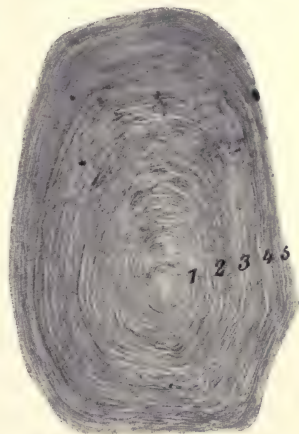


Fig. 7. Schuppe eines 4 Jahre 8 Monate alten Huchens (*S. hucho* L.) mit 5 Jahreszonen.

vermag selbst nach dem Tode des Fisches Erregungen auszulösen, welche alle Pigmentzellen zu starker Kontraktion anregen. Eine große Abhängigkeit besteht zwischen Lichtwirkung, Augen und Nervensystem. Das Licht ist der Hauptfaktor, der am Zustandekommen des tonischen Kontraktionszustandes der Pigmentzellen Anteil hat. Geblendete Fische zeigen keine Lichtempfindlichkeit der Chromatophoren. Bei Dunkelheit erfolgt ein Ablassen durch gleichmäßige Kontraktion der Chromatophoren. Interessant sind in dieser Hinsicht Wahrnehmungen O g n e f f s, die er an drei Jahre im Dunkeln gehaltenen Goldfischen gemacht hat. Während nach kurzer Einwirkung von Finsternis die dunklen Melanophoren alle ihre Verzweigungen ausstreckten und die darunter liegende Schicht mit den daselbst befindlichen Kristallen, die den Fischen die goldige Färbung verleihen, vollkommen verdeckten, wurden sie in späterer Zeit von Phagozyten aufgezehrt, so daß der Fisch sein früheres Aussehen zurückerhielt. Auch elektrische und thermische Reize beeinflussen die Chromatophoren; so rufen erstere stets Kontraktion der Chromatophoren hervor, während letztere bei plötzlicher Einwirkung den gleichen Effekt erzielen, bei längerer Einwirkung aber wieder normale Färbung hervorrufen.

Auf all diesen Nervenreizen beruht die Färbung der Fische, welche man auf darwinistischer Grundlage als Schutz-, Trutz-, Warnungs- und Schreckfärbung zu bezeichnen pflegt. Von ihr wird in Kap. III noch ausführlich die Rede sein (s. S. 146). Sind diese Reize in der Regel äußere, so können auch innere, wie psychische Erregungen, plötzlichen Farbenwechsel auslösen. Die schönsten Beispiele liefern die Makropoden oder Großflosser sowie der Kampffisch (*Betta pugnax* G.), welcher von den Siamesen zu Wettkämpfen „dressiert“ wird. Der sonst unscheinbar gefärbte Fisch erstrahlt im gereizten Affekte in schönster Farbenpracht. Auch der gemeine Stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.) hat die Fähigkeit, unter dem Einflusse seelischer Eindrücke ein lebhaftes Farbenspiel anzunehmen. Ähnliches ist von den als Zierfische gehaltenen Maulbrütern (Cichliden) bekannt.

Neben dem Einfluß des Lichts und Nervensystems sind für die Färbung stabile Veränderungen, die von physiologischen Entwicklungen der inneren Organe abhängen, von Wichtigkeit. Hierher muß insbesondere das bei vielen Fischen zur Laichzeit auftretende Hochzeitskleid gerechnet werden, welches in der Regel vielen Männchen zukommt (s. S. 103).

Vollkommener Mangel von Chromatophoren in der Haut oder *Albinismus* ist bei Fischen im allgemeinen selten; immerhin kommen gelegentlich Fälle zur Beobachtung. Solche sind vom Bachsaibling (*Salmo fontinalis* Mitsch.), beim Sterlet (*Acipenser ruthenus* var. *alba*), dem Goldfisch (*Carassius auratus vulgaris* Bleek.) u. a. beschrieben worden. Viel häufiger, zum Teil ein Kunstprodukt, ist der *Xanthorismus*. Man versteht darunter eine intensive Goldfärbung, die dadurch zustande kommt, daß



die Melanophoren durch Überhandnehmen der Xanthophoren zurückgedrängt werden. Diese Erscheinung tritt schon in der freien Natur bei einigen Fischen auf, z. B. bei der Schleie (*Tinca aurata* Cuv., „Goldschleie“ genannt), Aland (*Idus melanotus* var. *orful* L., „Goldorfe“), Moderlieschen (*Leucaspius delineatus* v. Siebold, in Rotfärbung „Goldlieschen“ genannt). Das bekannteste Beispiel ist aber der chinesische Goldfisch (*Carassius auratus vulgaris* L.), welcher von den Chinesen und Japanern aus der gewöhnlichen Karausche gezogen und gegenwärtig in sieben Spielrassen gezüchtet wird.

Im Anschlusse an die Haut sei hier auch die **M u s k u l a t u r** der Fische besprochen. Während beim Lanzettfischchen (*Amphioxus*) die gesamte Muskelmasse in einem längs jeder Körperseite verlaufenden Längsbande verläuft, tritt schon bei den Rundmäulern (*Cyclostomen*) eine Differenzierung in Kopf und Viszeralmuskeln ein. Mit der Entwicklung des Skeletts bei höheren Fischen geht auch eine solche der Muskeln Hand in Hand. Man kann hier im allgemeinen drei Systeme unterscheiden: Kopf-, Rumpf- und Flossenmuskeln. Die Kopfmuskulatur, zu der die Kiefer- und Kiemenmuskeln gehören, ist bei vielen Fischen, besonders den Raubfischen, stark ausgebildet. Insbesondere der Kaumuskel spielt bei allen Fischen mit weitgespaltenem Maule eine erste Rolle. Aber auch die Schlundknochenmuskulatur der Friedfische bleibt nicht zurück.

Was die Muskulatur der Extremitäten betrifft, so ist dieselbe nur wenig stark entwickelt und an Flossenstrahlen und Flossenträgern befestigt. Der größte und zugleich wichtigste Muskel im ganzen Systeme ist aber der große Seiten- bzw. Schwanzmuskel. Derselbe erscheint in vier Längsbändern, welche durch bindegewebige Scheidewände (*Myocommata*) in einzelne Abschnitte (*Myomeren*) eingeteilt werden. Dieselben stimmen einerseits mit der Zahl der Wirbel, anderseits, wie schon oben erwähnt, mit jener der Schuppenreihen vollständig überein. Jede Scheidewand ist an der Mitte und den Fortsätzen eines Wirbels und in der Abdominalregion an dessen Rippen befestigt. Die einzelnen Muskelteile haben die Gestalt von Kegelmänteln, welche tütenartig ineinandergesteckt sind und auf einem Querschnitt das Bild von konzentrischen Ringen erkennen lassen.

Der große Seitenmuskel der Fische (das „Fleisch“) ist für seinen Träger von größter Bedeutung, da derselbe ihn zu großen Kraft- und Schwimmleistungen befähigt. So ist vom Lachs bekannt, daß er bei seinen Wanderungen 2—3 m hohe Wehre überspringt und stromaufwärts pro Tag (24 Stunden) etwa 40 km zurücklegt. Ähnliches wurde für andere Fische ermittelt; z. B. die Forelle (*Trutta fario* L.) 32 km (pro 24 Stunden), Hecht (*Esox lucius* L.) 23 km, Barbe (*Barbus fluviatilis* Ag.) 18 km, Aal (*Anquilla vulgaris* L.) 12 km, ebenso die meisten Cypriniden 12 km pro 24 Stunden.

Als eine Modifikation des Muskelgewebes können die **e l e k t r i s c h e n**

Organe betrachtet werden, welche einer Anzahl von Fischen zukommen (s. S. 155) und denselben als Verteidigungs- und Angriffswaffen dienen. In seinem Bau zeigt das elektrische Organ aller Fische eine völlige Gleichartigkeit, indem es aus einer Reihe von Schichten besteht, die der *Volta*-schen Säule ähnelt. Diese Schichten oder Fächer sind von einer bindegewebigen Hülle umgeben und durch bindegewebige Scheidewände in regelmäßig angeordnete Reihen geteilt. In jedem Fache liegt das elektrische Elementarorgan eingebettet, das bei allen Formen sehr einheitlich gebaut ist. Wie *Pütter* ausführt, tritt der Nerv in einem äußerst reich entwickelten Endorgan an die „elektrische“ Platte heran mit zahlreichen Verzweigungen und einer Schicht kernhaltigen Plasmas, eine eigene „Nerven-



Fig. 8. Querschnitt der Platten des elektrischen Organs vom Zitterwels (*Malapterurus*).

schicht“ des Organs bildend. Dieses Endorgan des Nerven liegt einer dickeren kernhaltigen Plasmaschicht an, welche die Hauptmasse des Organs bildet und durch zahlreiche Papillen eine bedeutende Oberflächenvergrößerung erhält. Die Oberfläche der Plasmapapillen grenzt an ein Gallertgewebe, das den übrigbleibenden Raum des Faches ausfüllt. Das ganze elektrische Organ erweist sich also als eine Summe von Endplatten, welche mit gallertartigen Schichten (*Zwischengewebe*) abwechseln — entsprechend dem Kupfer und Zink der *Volta*-schen Säule (s. Fig. 8). Während es so bei allen elektrischen Fischen als umgewandeltes Muskelgewebe angesehen werden kann, liegt bei einem Fische, dem Zitterwels (*Malapterurus*) die Ausnahme vor, daß es hier als umgewandelte Drüsenzellen gedeutet werden muß. Über die Lage und Größe der Organe bei den einzelnen Fischen sei ebenfalls auf S. 155 verwiesen.

Was die physiologische Wirkung des elektrischen Organes betrifft, so



liegen verschiedene Messungen vor. Die einzelnen Entladungen vollziehen sich zunächst mit größter Geschwindigkeit (150—300 pro Sekunde) und erfolgen stets auf Impulse vom Nervensysteme her, mit dem jede Platte in Verbindung steht. Die Stärke der Entladungen hängt vollständig von der Größe, dem Wohlbefinden und der Willenskraft des Fisches ab. Sie kann recht bedeutend sein und ist bei einzelnen Fischen (Zitteraal, *Gymnotus*) auf 300 Volt geschätzt worden. Beim Zitterrochen (*Torpedo*) ist von *Cremér* die maximale elektromotorische Kraft eines kräftigen Schlages mit 70—80 Volt gemessen worden.

#### 4. Das Nervensystem der Fische.

Wie bei den höheren Wirbeltieren zerfällt auch bei den Fischen das Nervensystem in ein *zentrales* mit Gehirn und Rückenmark, in ein *peripheres*, das durch Nerven und Ganglien repräsentiert wird, und ein *sympathisches*, welches unter der Wirbelsäule verläuft und die Eingeweide versorgt.

Das Gehirn der Fische ist verhältnismäßig klein und füllt die Schädelhöhle niemals ganz aus. Der leere Raum in der das Gehirn umkleidenden Schädelkapsel wird hauptsächlich von einer Gallertmasse, welche eine große Menge Fett enthält, ausgefüllt. Die Kleinheit des Gehirns ist damit zu erklären, daß dasselbe mit dem übrigen Körperwachstum nicht gleichen Schritt hält, so daß häufig bei Individuen, von denen das eine die doppelte Größe des anderen hat, das Gehirn von gleicher Größe ist. Es beträgt z. B. bei der ausgewachsenen Rutte (*Lota vulgaris* L.) den 700. Teil des gesamten Körpergewichts, beim Hecht (*Esox lucius* L.) etwa den 1300. Teil. Bei Hai- und Thunfischen ist es noch kleiner und beträgt bei letzteren etwa den 37000. Teil des Gesamtgewichtes.

Der Bau des Gehirns ist bei allen Fischen, mit Ausnahme vom Lanzettfischchen (*Amphioxus*), wo jede Hirnbildung fehlt, der gleiche, d. h. man findet überall eine Zergliederung in Vorder- oder Großhirn (*Prosencephalon*), Zwischenhirn (*Thalamencephalon*), Mittelhirn (*Mesencephalon* oder *Corpora quadrigemina*), Hinter- oder Kleinhirn (*Cerebellum*) und Nachhirn oder verlängertes Mark (*Medulla oblongata*). Dagegen unterscheiden sich die einzelnen Hirnteile bei den einzelnen Fischklassen nicht unwesentlich in anatomisch-histologischer Richtung, doch muß ich in dieser Richtung auf die einschlägige Literatur verweisen. An dieser Stelle seien die Hirnteile, zumal jene der Teleostier, nur allgemein kurz behandelt.

Das Großhirn der Fische ist im Gegensatz zu dem der höheren Wirbeltiere sehr unvollkommen ausgebildet. An Stelle der Großhirnrinde findet man nur eine dünne Epithelschicht, das *Pallium*, welches keine eigentlichen Nervenzellen enthält und daher keineswegs, wie bei höheren Tieren,

geeignet sein kann, Sitz des Verstandes zu sein. Nur die Haifische (Selachier) besitzen an Stelle des Palliums eine nervöse Großhirnrinde. Stark ausgebildet sind die zu selbständigen Abschnitten gewordenen Riechlappen (Lobi olfactorii), die entweder dem Großhirn dicht anliegen oder vermittels eigener Stränge (Tractus olfactorii) verbunden sind. Im Verhältnis zum Großhirn sind alle anderen Hirnteile, mit Ausnahme des Zwischenhirns, stärker entwickelt. Die beiden Hälften des Zwischenhirns sind klein, dagegen finden sich an ihrer Basis zwei für die Fische charakteristische Anschwellungen, die Lobi inferiores und dazwischen der Sacculus vasculosus. Das Mittelhirn weist, von oben aus gesehen, zwei in der Mittellinie sich berührende ovale Massen, die Sehhügel (Thalami optici) auf, welche in ihrem vorderen Teile durch eine mächtige Querkommissur miteinander verbunden sind. Das Kleinhirn oder Cerebellum ist eine knopfförmige Masse, die sich senkrecht hinter den Sehhügeln erhebt. Das Cerebellum wird in neuester Zeit von F r a n z als Zentralorgan der verschiedensten Sinnesgebiete gedeutet; der Autor schreibt ihm für die Fische dieselbe Bedeutung zu, die bei Säugern das Großhirn einnimmt. Seine Aufgabe ist es, Eindrücke aus den verschiedenen Sinnesgebieten zu assoziieren und die daraus resultierenden Impulse an die motorischen Kerne abzugeben. Der an das Kleinhirn anschließende letzte Gehirnabschnitt, das Nachhirn, ist seinem Baue nach eine unmittelbare Fortsetzung des Rückenmarks und heißt daher auch das verlängerte Mark. An ihm entwickeln sich oft seitliche Anschwellungen, die Lobi posteriores, so z. B. bei Haien am Ursprung des Vagusnerven, bei den elektrischen Rochen als großer Lobus electricus.

Das R ü c k e n m a r k überwiegt an Masse das Gehirn bedeutend, liegt über der Wirbelsäule und erstreckt sich hier, umgeben von den dorsalen Wirbelfortsätzen, bis zum Schwanz. Es ist im allgemeinen ein gleichförmiger zylindrischer Strang und zeigt in einigen Fällen (bei Trigla) an seinem vorderen Abschnitte dem Ursprunge der Spinalnerven entsprechende paarige oder unpaare Anschwellungen. Bei einigen Fischen ist der Strang sehr verkürzt, z. B. den Haftkiefern (Plektognathen); diese Verkürzung erreicht z. B. beim Sonnenfisch (Orthogoriscus) das höchste Maß, indem es hier zu einem kurzen Anhang des Gehirns zusammenschrumpft. Jedem Wirbel und Muskelsegment entsprechend gehen vom Rückenmark zwei Nervenwurzeln ab, deren Ausläufer sich im Körper fein verzweigen.

Aus dem Gehirn entspringen eine Anzahl von Hauptnervenpaaren, welche die einzelnen Organe versorgen und das periphere System bilden. Man teilt sie ein in solche, die selbst Divertikel des Gehirns sind (Olfaktorius und Optikus), ferner in Nerven, welche vom Gehirn ausgehen (Okulomotorius und Trochlearis) und solche, die aus dem Nachhirn entspringen (Trigeminus, Fazialis, Abduzens, Akustikus, Glossopharyngeus, Vagus).

In Verbindung mit den peripheren Nerven steht ein System von Ganglien



und Nerven, das *s y m p a t h i s c h e* Nervensystem, welches in zwei Längssträngen zu den Seiten der Wirbelsäule verläuft, mit den Gehirn- und Rückenmarksnerven kommuniziert und an den Vereinigungsstellen Ganglienzellen entwickelt, die ihrerseits wiederum Nervenäste an die verschiedenen Eingeweide und die Haut abgeben.

Mit der Besprechung des Gehirns verbindet sich zugleich die Frage, ob wir imstande sind, den Fischen ein gewisses Denkvermögen zuzuschreiben. Die Frage muß auf Grund von Erfahrungen und Versuchen, die in der Praxis gemacht wurden, entschieden bejaht werden. Fische sind fähig, durch Erfahrung zu lernen. Der ihnen angeborene Fluchttrieb kann durch Gewöhnung an sonst scheuchende Eindrücke gemindert werden, doch geht die „Zähmung“ verloren, wenn neue Reize einwirken. So ist bekannt, daß man z. B. Goldfische, Stichlinge (s. Fig. 9) derart zähmen kann, daß sie das ihnen gebotene Futter aus der Hand nehmen. Ähnliches wird von Forellen und anderen Fischarten, ja sogar von Haifischen berichtet. Wird dagegen ein derartig gezähmter Fisch am Schwanz aus dem Wasser gehoben und wieder aus- gelassen, so kommt er längere Zeit nicht mehr heran und legt abermals eine große Scheu an den Tag. Fische lernen ferner auch zur Nahrung herankommen, wenn andere als die von dieser selbst ausgehenden Reize auf Fütterung hinweisen. Sie schwimmen nicht mehr allein auf die Brocken los, sondern der Anblick des Fütterers allein führt sie zu diesem hin, eine Beobachtung, die man in jeder Forellenzuchtanstalt machen kann. Auch an die Stunde der Fütterung „gewöhnen“ sich die Fische und suchen selbst zur bestimmten Stunde den Futterplatz auf. Die Frage, ob die Fische ein Ortsgedächtnis besitzen, ist kürzlich von *F r a n z* behandelt und bejaht worden. Das Ortsgedächtnis der Fische beruht im wesentlichen darauf, daß Eindrücke, die von der Umgebung auf die Sinnesorgane ausgehen, im Gehirn zurückbleiben und mit



Fig. 9. Stichlinge (*Gasterosteus*) aus der Hand fressend.

(Nach einer Zeichnung von Dr. W. Roth aus den Blättern für Aquarien- und Terrarienkunde.)

gleichfalls zurückbleibenden Eindrücken von ausgeführten Bewegungen verknüpft werden. Unter allen Fischen vermag sich, wie aus bestimmten Beobachtungen hervorgeht, der Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) die beste Ortskenntnis anzueignen. Wird derselbe z. B. in einen neuen Teich übersetzt, so sucht er hier vorsichtig alle Stellen ab und kehrt, wenn er dabei gestört wird, auf demselben Wege, wie er gekommen ist, zurück. In Seen sollen die Karpfen Vorposten aussenden, die das Gelände nach einem passenden Laichplatz absuchen und erst dann ihre Artgenossen holen. Versperrt man die von dem flachen Laichplatz nach der Tiefe führenden Ausgänge durch Netze, so sucht der Fischschwarm, sofern er beunruhigt wird, einen Ausgang nach dem anderen auf und erst, wenn er alle versperrt vorfindet, bricht er in allgemeine Verwirrung aus. Ja selbst im Stellnetz versucht der eine oder der andere Fisch diesem durch Überspringen oder Unterwühlen zu entrinnen. Ähnliche Vorgänge, welche auf ein Ortsgedächtnis schließen lassen, sind von anderen Fischen, wie Hechten, Weißfischen und insbesondere den Salmoniden festgestellt worden, welche letztere bekanntlich oft jahrelang den gleichen Laichplatz aufsuchen.

In ähnlicher Weise können nach Franz die großen Wanderungen der Meerfische in der Laichzeit mit einer hohen Ausbildung des Ortssinnes in Zusammenhang gebracht werden. Es ist ja natürlich nicht anzunehmen, daß diese Fische das ganze Gebiet, soweit sie es durchschwimmen, auch genau kennen. Doch kommt ihnen beim Absuchen und Auffinden der geeigneten Laichstätten ein gewisses Maß von Ortssinn zweifellos zu Hilfe, da ja sonst die Fische planlos umherschwimmen würden, was aber erfahrungsgemäß nicht stattfindet (siehe auch Kapitel „Wanderungen“, S. 130).

Wie schon oben erwähnt, hat die genaue anatomische Untersuchung des Gehirns Anhaltspunkte ergeben, daß die Fische in dem Kleinhirn ein Universalzentrum besitzen, welches, wie die beschriebenen Vorgänge zeigen, imstande ist, ein hohes Maß von Gedächtnis und Assoziationsfähigkeiten auszulösen.

## 5. Die Sinnesorgane.

### a) Der Geruchs- und Geschmackssinn.

Die Nase oder das Geruchsorgan besteht bei allen Fischen, mit Ausnahme des Lanzettfischchens (*Amphioxus*) und den Rundmäulern (*Cyclostomen*) aus jederseits zwei durch eine Hautbrücke getrennten Nasenlöchern, die von einer radiär gefalteten Riechschleimhaut ausgekleidet sind (s. Fig. 10). Die vordere Öffnung dient dem Einströmen, die rückwärtige dem Ausströmen des Wassers. Bei *Amphioxus* und den Neunaugen ist das Riechorgan unpaar; bei ersterem stellt es eine als Riech- oder Flimmergrube bezeichnete Vertiefung in nervöser Verbindung dar, bei letzteren bildet es einen flaschen-



förmig erweiterten Nasensack, von dessen Grunde bis an die Decke der Mundöffnung ein Kanal führt, welcher entweder blind geschlossen endigt (bei den echten Neunaugen oder Petromyzonten) oder den „Gaumen“ durchbohrt und in die Mundhöhle führt, so daß eine innere Nasenöffnung, eine Choane, entsteht (beim Schleimaal, Myxine und Bdellostoma). Daß die unpaare Nasenöffnung der Cyclostomen durch Zusammenschmelzung der paaren Nasengruben hervorgegangen ist, dafür zeugt das Herantreten eines paarigen Riechnerven (Nervus olfactorius) an jene. Bei den Lurchfischen (Dipnoern) münden die knorpeligen Nasenkapseln unter der Oberlippe und besitzen gleich den Luftatmern zwei das Gaumendach durchbrechende Öffnungen, was als eine Anpassung an die Luftatmung erscheint (s. S. 63). Während bei allen höheren Fischen die paarigen Nasenöffnungen die Lage zwischen Mund und Auge einnehmen, liegen sie z. B. bei Haien und Rochen auf der Unterseite des Kopfes und können mit der Mundöffnung durch eine Rinne in Verbindung stehen.

Die Nasengruben sind, wie oben erwähnt, von strahlenförmigen Falten der Schleimhaut ausgekleidet, in welcher die vom Gehirn kommenden Riechnerven in einer großen Zahl von Sinneszylinderzellen endigen.

Die Frage, ob die Fische die im Wasser gelösten Stoffe zu riechen vermögen, war lange unentschieden, da die Begriffe Geruch und Geschmack bei Wassertieren nur schwer auseinanderzuhalten sind. Erst Parker hat kürzlich diese strittige Frage einer näheren Lösung zugeführt, indem er durch sinnreiche Versuche an dem amerikanischen Zwergwels (*Amiurus nebulosus* Raf.) feststellte, daß die Nase dieses Fisches Nährlösungen auf Entfernungen wahrnimmt, welche jene übertreffen, innerhalb welcher die Tast- und Geschmacksorgane noch reagieren. Ob allerdings die am Zwergwels gemachte Beobachtung auch auf andere Fische übertragbar ist, müssen erst neue Untersuchungen lehren. Solange indes nicht das Gegenteil bewiesen ist, wird man allen Fischen einen guten Geruchssinn zuschreiben müssen. So steht für die gefräßigen Haie schon seit langem fest, daß sie ein gutes Geruchsvermögen besitzen müssen, da sie bekanntlich Fleischstücke usw. aus Entfernungen spüren, bei denen ein Sehen und Schmecken vollkommen ausgeschlossen ist. Für den scharfen Geruch dieser Fische spricht ja auch die enorme Entwicklung ihres Riechzentrums.

Ist die Frage über die Geruchsempfindung bei Fischen noch nicht vollständig gelöst, so kann jene von dem Geschmackssinne viel präziser

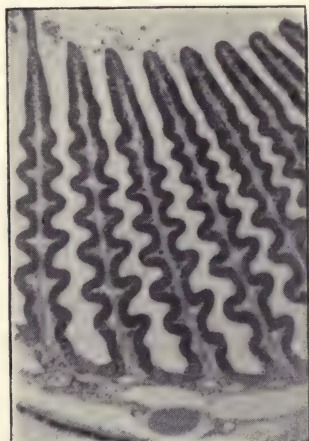


Fig. 10. Querschnitt durch die Riechschleimhaut vom Nagelrochen (*Raja punctata* L.).

beantwortet werden. Es ist erwiesen, daß ein Geschmacksvermögen allen Fischen zukommt, nur ist dasselbe bei einem Teil schwächer, beim anderen stärker entwickelt. Denn während die gierigen Raubfische die erbeutete Nahrung hastig verschlingen, ohne sie vorher zu kauen und dadurch eine besondere Geschmacksempfindung auszulösen, ist letzterer Vorgang bei Friedfischen, z. B. Karpfen, stets zu beobachten. Diese Fische pflegen ihre Nahrung nach Aufnahme erst sorgfältig abzutasten, zu „schmecken“, wobei Nichtkonvenientes, wie z. B. Steingehäuse, Holzstücke, Leguminosenschalen usw., wieder ausgespuckt werden. Ähnliches gilt für andere Fische.

Der Geschmackssinn wird bei den Fischen durch besondere nervöse Apparate, die sogenannten „Endknospen“ oder Geschmacksknospen, vermittelt. Dieselben bestehen aus zwei Elementen: Sinneszellen mit feinen, plasmatischen Schmeckstiftchen und dazwischenstehenden Stützzellen (s. Fig. 11). In und zwischen diese in der Mundhöhle gelegenen Zellen münden baumförmig verästelte Nervenfasern ein, welche Ausläufer des neunten Hirnnerven, des Geschmacksnerven (Glossopharyngeus) bilden.

Die Geschmacksknospen stehen bei den Fischen auf den verschiedensten Stellen des Körpers, insbesondere bei barteltragenden Fischen, wie Karpfen, Welsen, Rutten, Barben u. a., auf diesen Tastorganen, ferner aber auch auf den Lippen, in der Mundhöhle, am Schlundeingang und auf den Kiemenbögen. Besonders zahlreich treten sie bei Cypriniden, z. B. dem Karpfen, im sogenannten Schwellkörper, einem stark muskulösen Polster der Schlunddecke am Eingange in die Kauhöhle auf. Auch gewisse Flossenstrahlen können der Sitz der Geschmacksorgane sein, wie dies bei einigen Schellfischen (Gadiden) der Fall ist. Sie können aber auch auf den ganzen Körper des Fisches verteilt sein, wie Versuche *Herricks* und *Parkers* am Zwergwels (*Amiurus nebulosus* Raf.) deutlich dargetan haben. Der Fisch schnappt nach einem Köder, der an die Seitenflächen oder den Schwanz gebracht wird, in derselben Weise, wie wenn sich derselbe knapp vor dem Munde befindet. Dabei wurde bewiesen, daß der Tastsinn des Fisches vollständig ausgeschaltet erscheint. Die Innervierung der auf den ganzen Körper verteilten Geschmacksorgane geschieht durch Teile des siebenten, neunten und zehnten Gehirnnerven (Fazialis, Glossopharyngeus und Vagus), wobei für die Seitenflächen insbesondere der siebente Nerv von erster Bedeutung ist. Doch konnte *Parker* den Nachweis erbringen, daß auch gewisse Rückenmarksnerven an der Innervierung beteiligt sind. Die Außenseite des Körpers ist auch für saure, salzige und alkalische Lösungen empfindlich. Wird den Welsen der siebente Nerv (Fazialis) durchgeschnitten, so reagieren sie nicht mehr auf Köder, die den Seitenflächen nahe gebracht werden, dagegen bei Annäherung an den Mund. Auch bewahren solche Fische ihre volle Empfänglichkeit für saure, salzige und alkalische Flüssigkeiten, wenn dieselben an die Rumpfhaut gebracht werden. Dieselbe Er-



scheinung tritt zutage, wenn auch noch der neunte und zehnte Nerv durchgeschnitten wird, so daß einzig und allein die von dem Rückenmark ausgehenden Spinalnerven von den Lösungen gereizt werden, diesen Nerven daher eine chemische Funktion zukommt. Zerstört man den hinteren Teil des Rückenmarks und läßt die anderen Nerven intakt, so reagiert der Fisch keineswegs auf saure, salzige und alkalische Lösungen, aber auch nicht auf den Köder, der den Seiten des Fisches genähert wird. Ersteres erklärt *Parker* wegen des Verlustes der Rückenmarksfasern, letzteres wegen des Verlustes des motorischen Mechanismus des Rückenmarks, wodurch Lähmungserscheinungen auftreten und den Fisch hindern, Wendungen nach dem Köder hin auszuführen.

#### b) Hautsinnesorgane.

Zu den eigentlichen Hautsinnesorganen der Fische zählen die das Gefühl vermittelnden Sinneszellen, ferner die Seitenorgane und die Leuchtorgane.

Der Tast- oder Gefühlssinn der Fische ist im allgemeinen gering ausgebildet und wird durch die sogenannten Sinneshögel und Endknospen (s. Fig. 11), welche einen Komplex von Sinnes- und Stützzellen vorstellen, vermittelt.

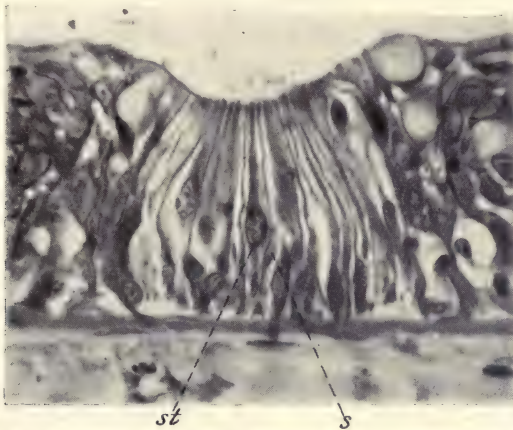


Fig. 11. Sinnesknospe vom Gründling (*Gobio fluviatilis* Cuv.).  
s Sinneszelle; st Stützzelle.

Derartige Sinnesorgane finden sich bei den Rochen, Ganoid- und Knochenfischen besonders am Kopfe, den Lippen und an den Barteln der Cypriniden, Welse, Schlammbeißer (Cobitiden) und Schellfische (Gadiden). Ferner an den zu Tastorganen umgewandelten Flossen vom Gurami, von denen bereits früher die Rede war. Bei den Weißfischen werden die Sinneshögel während der Laichzeit abgestoßen; an ihrer Stelle entstehen Verdickungen aus verhornten Zellen, die sogenannten Perlorgane (s. S. 103). Bei Berührung mit spitzen, selbst heißen Gegenständen reagieren die Fische keineswegs mit heftigen Bewegungen, die ein besonderes Schmerzgefühl verraten würden,

so daß man zur Annahme berechtigt erscheint, die Fische besitzen keine stark ausgeprägte Schmerzempfindung, eine Erscheinung, die in der Sportfischerei öfters beobachtet werden kann. Wie so oft geht ein und derselbe Fisch, dem beim ersten Anhieb erhebliche Verwundungen an den Kiefern beigebracht wurden, wiederum an die Angel!

Zu den Hautsinnesorganen zählen ferner die Seitenorgane der Fische, die auch mit dem Sammelnamen „sechster Sinn“ bezeichnet werden. Die Seitenlinie stellt einen Komplex von Sinneszellen vor, welche in die Haut eingesenkt sind und hier in ihrem Gesamtverlauf entweder eine offene Rinne bilden wie bei der Seekatze (*Chimära*) oder einen in den Schuppen verlaufenden Längskanal, der sich durch zahlreiche, die Schuppen durchbohrende Kanäle nach außen öffnet. Die einzelnen Sinneszellen sind nach dem Typus der Sinneshögel gebaut; ihre Zwischenräume werden mit Schleim

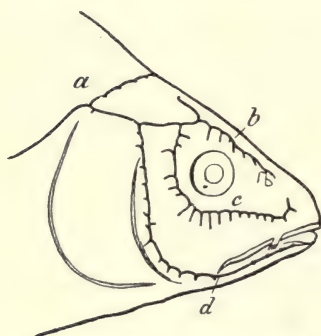


Fig. 12. Verlauf der Hautkanäle am Kopfe des Karpfens.  
(Nach Merkel.)

ausgefüllt, so daß man sie ursprünglich für schleimsezernierende Organe hielt. Außer der eigentlichen Seitenlinie, die hauptsächlich vom Nervus lateralis, einem Nebenzweig des Nervus vagus, innerviert wird, finden sich ähnliche Hautkanäle noch am Kopfe vor. Man kann deren vier an der Zahl unterscheiden: der eine verläuft nach oben und verbindet sich in der Nackengegend mit jenem der anderen Seite (s. Fig. 12 a); ein zweiter, welcher über dem Auge bis zur Schnauzenspitze in der Nasengrubengegend hinabsteigt (b); ein dritter, der, am Operkulumteil des Kiemendeckels sich hinziehend, einen Bogen

um das Auge beschreibt und am Oberkiefer in der Schnauzengegend endigt (c); endlich ein vierter, welcher seinen Verlauf zum Unterkiefer nimmt und diesem nach vorn folgt (d). Die genannten Kanäle verzweigen sich in Seitenkanälen, die auf der Oberfläche der Epidermis in feinen Poren ausmünden, welche bei einigen Fischen, wie Hechten und Lachsen, am Kopfe die Größe eines Stecknadelkopfes erreichen und Kopfporen genannt werden.

Seitdem Leydig die Seitenorgane als Sinnesorgane entdeckt hatte, war man über das Wesen derselben vollkommen im unklaren, und erst Hofers Untersuchungen haben erwiesen, daß diese Organe für den Fisch die Bedeutung eines mechanischen Sinnes besitzen. Sie haben die Bestimmung, die Richtung und die Stärke der Strömungen im Wasser wahrzunehmen. Mittels der Seitenorgane nimmt der Fisch auch seine Annäherung an feste Gegenstände wahr, aber nicht durch Druck des festen Körpers selbst nach Art des Tastgefühls, sondern dadurch, daß das Wasser durch



die Bewegung des sich nähernden Fisches gegen einen festen Gegenstand (Stein usw.) getrieben wird und bei seinem Rückprall einen Druck auf die Seitenorgane ausübt, wodurch der Fisch über Hindernisse, Gefahren usw. orientiert wird. Dagegen ist der bloße Wasserdruck, also der Aufenthalt der Fische in höheren oder niedrigeren Wasserschichten, ohne Einfluß auf die Wahrnehmung des Seitenorgans. Ebensowenig werden bloße Erschütterungen des Wassers, sei es, daß sie durch Schallwellen (Töne) verursacht oder durch langsam verlaufende, hin und her gehende Wellenbewegungen hervorgerufen werden, durch die Seitenorgane aufgenommen. Nur ein Druck, der aus einer bestimmten Richtung kommt und in konstanter Weise wirkt, vermag die Seitenorgane zu erregen.

Biologisch sind die Seitenorgane für die Fische von größter Bedeutung. Ohne dieselben könnten sie in trübem Wasser weder bei Tage, noch zur Nachtzeit sicher schwimmen; ja, ohne diese Organe müßten alle Fische ins Meer geschwemmt worden sein, da sie sonst kein Organ besitzen, das ihnen die Stromrichtung des fließenden Wassers anzeigt und sie veranlaßt, sich immer gegen die Strömung zu stellen. Ohne die Seitenlinie würden die Fische bei ihren Wanderungen die Seitenbäche nicht auffinden, in welche sie durch den Druck des seitwärts einströmenden Wassers angelockt werden. Auch könnten sich die Wanderfische, z. B. die Lachse, über Hindernisse, wie eingebaute Wehre usw., nicht gut orientieren (H o f e r).

Für die Fischereipraxis ist die Erkenntnis der physiologischen Bedeutung der Seitenorgane ebenfalls von großem Werte. Sie weist darauf hin, Fische, die bereits in Winterschlaf verfallen sind (s. S. 84), nicht durch starke einseitige Strömungen aus diesem Zustande wieder zu erwecken, sondern durch möglichst räumlich verteilte Wasserzufuhr die Sauerstofferneuerung zu bewirken.

Zu den Hautsinnesorganen müssen endlich die **Leuchtorgane** der marinen Fische gezählt werden. Histologisch sind alle Arten von Leuchtorganen auf Drüsen zurückzuführen. Ihre Form und Lage am Fischkörper ist sehr variabel; man unterscheidet einfache und zusammengesetzte Organe, ferner der Gestalt nach becher-, tüten-, flaschen- oder schalenförmige und außerdem noch Leuchtschuppen und Leuchtplatten. **Brauer** teilt die Leuchtorgane nach ihrer Anordnung am Fischkörper in vier Gruppen ein. Zur ersten Gruppe zählen solche, die an dem Ende von Tentakeln, modifizierten Strahlen der Rückenflosse, sitzen (Tentakelorgane). In der zweiten Gruppe finden sich die Organe auf der Barbel bei den Stomatiden, auf der Basis der Flossen bei Dactylostomias oder auf dem Kiemendeckel bei Bathylchnus. Zur dritten Gruppe zählt **Brauer** alle ventral und kaudal vom Auge gelegenen Organe, wie diejenigen der Stomatiden; oft ist nur eines vorhanden (bei Malacosteus) oder in Zweifzahl vertreten (Dactylostomias). In die vierte Gruppe gehören alle übrigen Organe, welche in

bezug auf Zahl, Lage, Größe und Form äußerst mannigfaltig sind. Sie können symmetrisch in Reihen längs der Seiten des Körpers und Schwanzes oder auf der ventralen Körperfläche angeordnet oder auch ganz unregelmäßig über den ganzen Körper verteilt sein.

Den einfachsten Typus eines Leuchtorgans stellen die Tentakelorgane dar; sie bestehen aus kugeligen Einsenkungen der Haut, die nach außen geöffnet sind und deren Inneres von Drüsenzellen ausgekleidet ist. Ferner unterscheidet man einen Pigmentmantel, auf den nach dem Innern zu eine

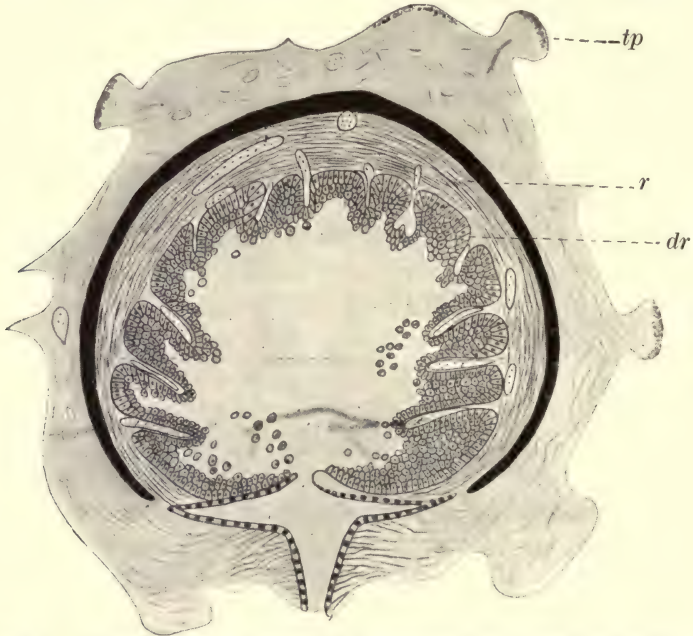


Fig. 13. Leuchtorgan eines Ceratiiden (*Gigantactis* sp.). (Nach Brauer.)  
 tp Tastpapillen; r Reflektor, darüber der (schwarze) Pigmentmantel; dr Drüsenzellen.

Bindegewebshülle folgt, welche nadelförmige Guaninkristalle enthält und die Eigenschaft eines Reflektors besitzt (s. Fig. 13).

Die Organe der zweiten Gruppe unterscheiden sich von jenen der ersten dadurch, daß der Hohlraum geschlossen ist und daß ferner Reflektor und Pigmenthülle fehlen. Bei der dritten Gruppe sind die Organe tief in die Kutis verlagert, wobei die Oberfläche von einem mehrschichtigen, durchsichtigen Epithel überzogen ist, besitzen Reflektor und Pigmentmantel und außerdem eine Muskulatur, mittels welcher sie ventral abgedreht werden können. Damit sind diese Organe der Willkür des Trägers unterworfen und können nach Belieben aufgedreht und abgeblendet werden. In der vierten Gruppe sind die Organe am kompliziertesten gebaut. Das Innere des Pigmentmantels ist vollständig mit länglichen, ein körniges Sekret enthaltenden Drüsenzellen ausgefüllt, deren Kern in einer basalen, körner-



freien Zone liegt. (Fig. 14.) Außer diesem Binnenkörper unterscheidet man bei einigen Formen noch einen medianen (*dr*), zentralen (*cl*) und lateralen Teil (*ll*), welcher letzterer oft stark lichtbrechende Stäbchen eingelagert enthält. Dem Reflektor ist in vielen Fällen noch ein gallertartiges Gewebe

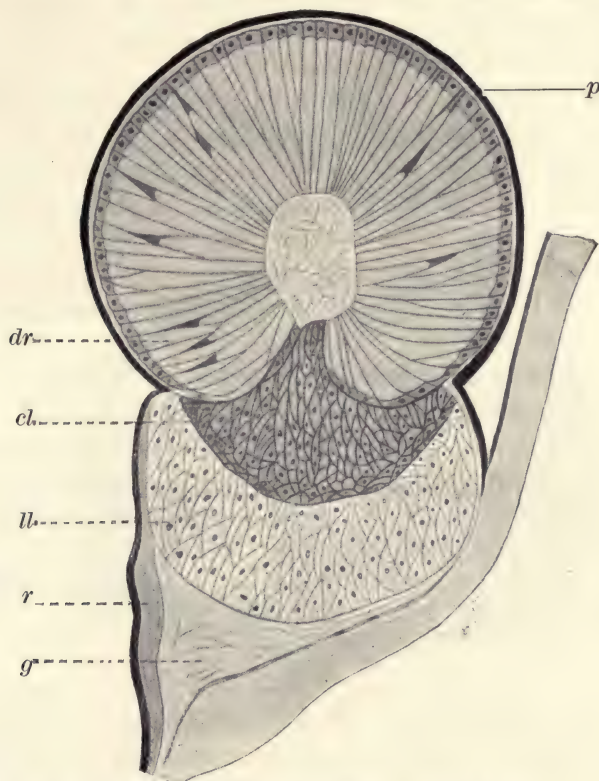


Fig. 14. Leuchtorgan von *Chauliodus* sp. (Nach Brauer.)

*p* Pigmentmantel; *dr* Drüsenzellen im medialen Teil des Innenkörpers; *cl* zentraler Teil des Innenkörpers; *ll* lateraler Teil des Innenkörpers; *r* Reflektor; *g* gallertige Schicht.

vorgelagert. Natürlich stehen alle Leuchtorgane auch mit Nerven und Blutgefäßen in Verbindung.

Über die Leuchtfunktion selbst stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Nach der einen ist das Leuchten ein physiologischer Vorgang, der sich am lebenden Protoplasma abspielt, nach der anderen dagegen ein chemischer Prozeß. Brauer teilt letztere Ansicht; denn wenn das Leuchten erst dann eintritt, nachdem das Sekret einer Drüse entleert und mit dem Wasser in Berührung gekommen ist, ja sogar nach monatelanger Trocknung durch Zusatz von Wasser, Salzlösung usw. zum Leuchten gebracht werden kann, so muß der Vorgang als chemischer und nicht als vitaler gedeutet werden.

Bei den Fischen mit offenen Leuchtorganen wird das Leuchten ohne weiteres verständlich; das Drüsensekret wird ins Wasser entleert und kommt

hier zum Leuchten. Wo kein solcher Ausführgang vorhanden ist, spielt sich der Leuchtvorgang im Innern des Organs ab. Die Lichtproduktion findet hier intrazellulär statt, wobei der zur Oxydation notwendige Sauerstoff vom Blute zugeführt wird. Da aber bei manchen Formen weder Wasser noch Blut den Organen zugeführt werden kann, ist man genötigt, anzunehmen, daß nicht nur Oxydation, sondern auch andere chemische Vorgänge das Leuchten hervorrufen können.

Über die Stärke des von den Leuchtorganen ausgestrahlten Lichtes hat *Stecher* einige Untersuchungen angestellt und dieselbe bei *Heterophthalmus* auf 0,0024 MK berechnet. „Der außerordentlich starke Licht Eindruck bei der Beobachtung im Leben dürfte zu erklären sein einmal aus der extremen Dunkeladaptation in einer mondlosen Nacht, und bei *Heterophthalmus* dadurch, daß der leuchtende Gegenstand sich in Bewegung befand und intermittierend leuchtete, was die Reizwirkung durch Kontrast vermutlich erhöht.“

Durch Besitz von Leuchtorganen zeichnen sich insbesondere eine große Schar von Tiefseefischen aus. Erst in neuerer Zeit hat *Stecher*, wie schon oben erwähnt, auch bei zwei Oberflächenfischen des malaiischen Archipels, bei *Protoblepharon* und *Heterophthalmus*, das ihnen zugeschriebene Leuchtvermögen bestätigt und die obenerwähnten Messungen der Lichtstärke vorgenommen.

Was die biologische Bedeutung des Leuchtvorganges betrifft, so verweise ich darüber auf S. 94.

### c) Das Sehorgan.

Das Auge der Fische ist, mit wenigen Ausnahmen (*Amphioxus* und *Cyclostomen*), nach demselben Grundschema wie das aller übrigen Wirbeltiere gebaut. Dagegen weicht es im einzelnen weit von den Einrichtungen im Auge der in der Luft lebenden Wirbeltiere ab. Das Fischauge ist in der Regel nicht kugelig, sondern ellipsoid gestaltet, da die Hornhaut (Kornea) nur ganz flach gewölbt ist (s. Fig. 15 H). Letztere ist durchsichtig und entbehrt jener Einrichtungen, mit denen die Landtiere sie gegen die Austrocknung schützen, wie Verhornung der oberen Schichten, Tränendrüsen usw. Nur wenige Fische, wie die Haie, besitzen Hautfalten, welche wie eine Nickhaut über das Auge gelegt werden können. Die Kornea geht in die Sklera über, die meist von knorpeliger Konsistenz ist, manchmal sogar knöcherne Ablagerungen enthält. Dieselben stellen gewöhnlich zwei halbmondförmige Platten dar, die beim Thunfisch (*Thynnus*) sogar einen Knochenring bilden. Auf die Sklera setzt sich in das Augeninnere die Aderhaut (*Chorioidea A.*) fort, deren schwarzbrauner Farbstoff das Außenlicht abhält. Bei einigen Fischen, z. B. dem Zander (*Lucioperca sandra C.*), legt sich an die Aderhaut nach außen hin eine silberne oder grünlich-goldige Hülle, die Silberhaut (*Argentea*)



an, deren Zellen zahlreiche silberne Kristalle enthalten, die dazu dienen, alle auffallenden Lichtstrahlen zurückzuwerfen. Die Aderhaut oder Chorioidea hat vornehmlich die Aufgabe, die Ernährung des Auges durch zahlreiche Blutgefäße zu versehen. Bei einigen Ganoiden und Knochenfischen bildet sich in der Nähe des Sehnerven ein Wundernetz (Rete mirabile), das als Polster in der Chorioidea liegt und den Namen Chorioidaldrüse (Aderhautdrüse) führt; seine Bedeutung ist unbekannt. Mit der Aderhaut steht bei einigen Fischen endlich nach innen zu noch eine Schicht in Verbindung, das sogenannte Tapetum cellulosum, das in seinen Zellen doppelbrechende Guaninkristalle enthält, welche dem Auge einen Leuchtglanz verleihen.

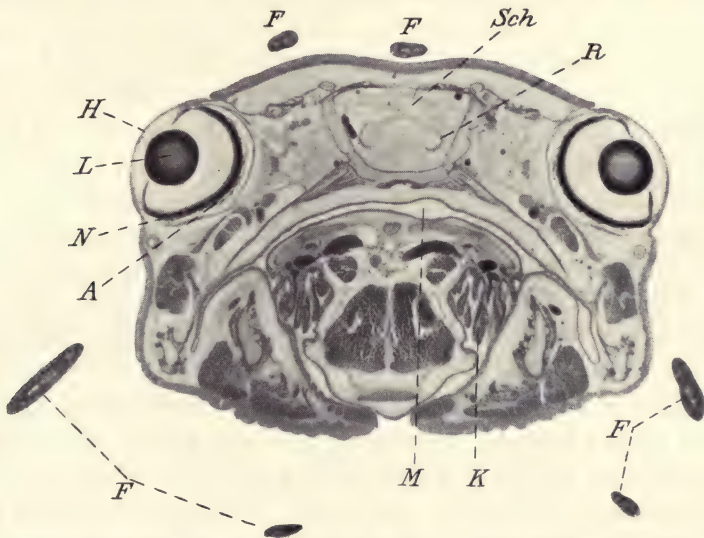


Fig. 15. Querschnitt des Kopfes eines jungen Welses (*Silurus glanis* L.) in Augenmitte.  
A Aderhaut; F Bartfäden; H Hornhaut; K Kiemen; L Linse; M Mundraum; N Netzhaut; R Riechnerv; Sch Schädelhöhle.

Diese Schicht finden wir bei den Haien, beim Stör (*Acipenser sturio* L.) und einzelnen Knochenfischen; sie dient zur Erleichterung des Sehens bei schlechter Beleuchtung. Unter der Hornhaut setzt sich die Aderhaut in die Regenbogenhaut oder Iris fort, in deren Zentrum behufs Durchtritt von Lichtstrahlen ein rundes oder spaltförmiges Loch, die Pupille, liegt. Bei den Rochen (Rajiden) und Schollen (Pleuronectiden) steigt von dem oberen Rande der Pupille ein Lappen nach abwärts, der bei Tag dieselbe verschließt und als eine Art Wolkenblende zu deuten ist. Bei den meisten Knochenfischen entspringt ferner von der Chorioidea ein für das Fischauge charakteristisches Gebilde, der sichelförmige Fortsatz (Processus falciformis) und erstreckt sich bis zur Linse. Hier bildet derselbe eine Erweiterung, das sogenannte H a l l e r s c h e Glöckchen (Campanula Halleri). Es ist der Rückziehmuskel der Linse, der die Aufgabe hat, bei Kontraktion dieselbe

nach rückwärts zu ziehen, ein Vorgang, der bei der Akkommodation des Fischeauges von größter Bedeutung ist. Der Processus falciformis fehlt einigen Fischen, wie Haien, dem Schlammhüpfer *Periophthalmus* u. a. Nach innen von der Aderhaut folgt die Netzhaut (Retina, N.), in der die lichtperzipierenden nervösen Elemente, Stäbchen und Zapfen, vorhanden sind. Sie ist sehr kompliziert gebaut und steht mit dem Sehnerven (Optikus) in Verbindung. Als besonderes Charakteristikum des Fischeauges erscheint schließlich die kugelige Linse (*L*), welche mit ihrer vorderen Fläche die Hornhaut berührt, mit der hinteren Wölbung dagegen in den hinteren Teil des Auges hineinragt und den Glaskörper verdrängt.

Soweit das normal ausgebildete Fischeauge. Außer diesem unterscheiden wir noch das rudimentäre oder reduzierte Fischeauge. Sieht man vom Lanzettfisch ab, welcher in einem dunklen Pigmentfleck wohl das primitivste Auge besitzt, so ist das Auge der Neunaugen (Cyclostomen) auf einer sehr niedrigen Stufe der Entwicklung stehen geblieben. Bei der Larve des Neunauges (*Ammocoetes*), auch Querder genannt, liegt das rudimentäre Auge vollständig unter der Haut; es fehlt ihm Kornea und Sklera und besteht dasselbe nur aus Augenbecher und Linse. Erst das erwachsene Neunauge bekommt durch Aufhellung der Oberhaut eine durchsichtige Hornhaut. Bei den Schleimaalen (*Myxinen*) entbehrt das Auge fast aller Bestandteile; es besteht eigentlich nur aus einem Augenbecher, in dessen Hohlraum das umgebende Bindegewebe hineinragt.

In ähnlicher Weise sind die Augen gewisser Höhlenfische rudimentär; auch hier werden zwar die wichtigsten Teile des Auges, Augenbecher und Linse, embryonal angelegt, bleiben aber in der Entwicklung auf niedriger Stufe stehen oder verkümmern vollständig. So verschwindet beim Höhlenfisch *Kentuckys*, *Amblyopsis*, die Linse vollständig und der Augenbecher bleibt nur in Gestalt eines rudimentären Organes ohne innere Höhle und mit verschlossener Pupille erhalten. Die Höhlenfische, zu denen außer *Amblyopsis* noch die kubanische Süßwasserform *Lucifuga dentatus* Poey. gerechnet wird, sind vollständig blind; an die Stelle des Sehorgans tritt dann meist der Tastsinn. So hat *Amblyopsis* am Kopfe eigenartige Kammleisten aus besonders großen Tastkörperchen.

Eine Verkümmerng des normalen Auges kann auch experimentell erzielt werden, wie *Ogneff* an Goldfischen nachwies, die er drei Jahre in vollständiger Finsternis hielt. Es fanden in der Retina dieser Fische scharf ausgesprochene atrophische Prozesse statt, welche an den atrophischen Zustand der Augen von Höhlentieren erinnern. Ähnliche Verhältnisse fand *Brauer* bei einigen benthonischen Tiefseefischen, z. B. *Benthobatis* und *Barathronus*, die bei einer Tiefe von etwa 3000 m gefangen wurden; ihr Auge liegt unter der Haut und ist stark rückgebildet. Das ewige Dunkel der Tiefsee hat diese Augenverkümmerng hervorgebracht. Im Gegensatz



zu diesen blinden Formen gibt es unter den Tiefseefischen auch solche, deren Auge von enormer Größe ist, wie z. B. bei *Macrurus*, *Aphanopus* u. a. Diese Fische leben in der Dämmerungszone, wohin noch einige schwache Lichtstrahlen dringen und das Auge dieser Fische treffen. Um eine möglichst große Zahl dieser Strahlen aufzunehmen, muß die lichteinlassende Oberfläche der Linse und damit die Linse selbst vergrößert werden (s. Fig. 16).



Fig. 16. Tiefseefisch mit großen Augen. (Aus Kraepelin.)

Auch bei einigen Süßwasserfischen, die in bedeutenderen Tiefen leben, wie Felchen (*Coregonen*), und dem Tiefseesaibling (*Salmo salvelinus* L.) sind die Augen von großen Dimensionen. Desgleichen besitzt der Aal (*Anquilla vulgaris* L.), zumal das Männchen, kurz vor der Abwanderung ins Meer ein Auge von großem Durchmesser; dasselbe hat sich bereits für den Aufenthalt in der Tiefsee entsprechend umgebildet!

Eine weitere Modifikation des Fischauges als Anpassung an die Tiefsee bilden die sogenannten *Teleskopaugen*, wie sie bei vielen Tiefseefischen, wie *Argyrolepecus*, *Gigantura*, *Winteria* u. a., vorhanden sind. Das Charakteristikum dieser Augen, dem sie auch den Namen verdanken, besteht in der Lage derselben. Während nämlich bei allen Fischen die Augen an den Seiten des Kopfes liegen und jedes Auge sein eigenes Gesichtsfeld besitzt, also ein monokuläres Sehen ermöglicht, sind die Teleskopaugen stets parallel gelagert, entweder nach vorn (rostrad) oder nach oben (dorsad) und können nur auf ein und dasselbe Gesichtsfeld gerichtet werden. Das Sehen stellt sich als ein binokuläres dar (s. Fig. 17).

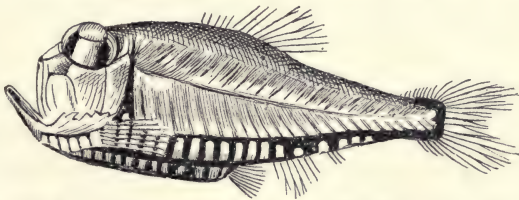


Fig. 17. Tiefseefisch (*Argyrolepecus affinis*) mit Teleskopaugen. (Nach Brauer.)

Auch was den inneren Bau des Teleskopauges betrifft, weicht dasselbe in manchem von dem gewöhnlichen Fischauge ab. Unter der stark gewölbten Kornea liegt eine ungeheuer große Linse in weitem Abstände von der Retina (s. Fig. 18). Eine Iris fehlt oder ist nur schwach entwickelt. Die Retina zerfällt in zwei Teile, eine Haupt- und eine Nebenretina; erstere kleidet den Boden des Augapfels aus, letztere liegt vor dem Eintritt des Sehnerven

an der seitlichen Wand des Augapfels. Die Nebenretina stellt einen „Sucher“ dar; durch sie werden seitlich sich bewegende Gegenstände, die außerhalb des Gesichtsfeldes der Hauptretina liegen, signalisiert und der Hauptretina zugeführt. Ferner findet sich am Ventralrand der weiten Pupille das sogenannte Linsenkissen, an das sich Muskelfasern ansetzen. Werden diese kontrahiert, so wird das Linsenkissen, auf dem die Kugellinse aufruht, nach abwärts gezogen und die Linse der Hauptnetzhaut genähert. Dadurch

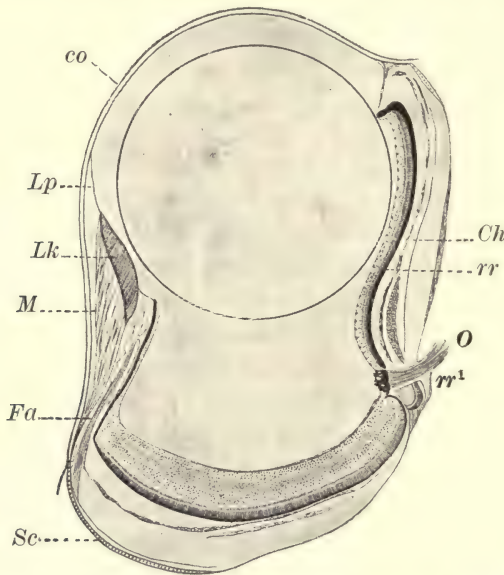


Fig. 18. Sagittalschnitt durch das ausgebildete Auge von *Dissomma anale* Br. (Nach Brauer.)  
*co* Cornea; *Lp* Ligamentum pectinatum; *Lk* Linsenkissen; *M* glatter Muskel; *Fa* Fasern der  
 Argentea; *Sc* Sclera; *Ch* Chorioidea; *rr* Nebenretina; *O* Opticus; *rr¹* abgeschnürtes Stück der  
 Nebenretina.

wird nach Brauer eine gewisse Akkommodation ermöglicht. Die Retina besitzt außerdem in histologischer Beziehung noch zwei Eigentümlichkeiten: Dunkelstellung des Netzhautpigments und Fehlen der Zapfen, Erscheinungen, die sich bei vielen in Dämmerung lebenden Tieren vorfinden. Die besondere Bedeutung des Teleskopauges liegt in der möglichsten Ausnutzung des geringen Lichtes in der Tiefsee und der Erzielung eines möglichst hellen Bildes. Dazu kommen die Vorteile des binokulären Sehens, Ausbildung des Bewegungssinnes und Abschätzung von Entfernungen. Seiner phylogenetischen Entstehung nach ist das Teleskopauge nach Franz kein verlängertes, als vielmehr ein röhrenförmig verengtes Auge, das durch die Anpassung an die Tiefsee allmählich sich entwickelt hat. Bei einigen larvalen Fischen der Tiefsee, z. B. Trachypterus, findet sich eine besondere Art von Augen, sogenannte Stielaugen, deren Stiele aber während der Entwicklung des Fisches wieder rückgebildet werden.



Durch eine besondere Stellung der Augen, die an jene der Teleskopaugen erinnert, zeichnen sich auch die Schollen (Pleuronektiden) aus. Die Fische besitzen bekanntlich in ihrer Jugend eine vollkommen symmetrische Gestalt (s. S. 121), desgleichen nehmen in diesem Stadium auch die Augen eine symmetrische Lage zu beiden Seiten des Körpers ein. Mit der beginnenden Metamorphose des Körpers wandert auch das Auge der einen Seite auf die andere, wobei besondere Augenmuskeln die „Zugkräfte“ bilden, welche das eine Auge erheben und auf die andere Seite des Kopfes befördern. Hierbei erzeugen sie einen Druck, der eine neue Augenhöhle in das noch weiche Gewebe des Fisches eindrückt. Das nachgiebige Gewebe verknöchert und bildet dann „Stützkräfte“, die das Auge in seiner Stellung erhalten (Thilo).

Eine merkwürdige Umgestaltung der Augen besitzt ferner der Cyprinodont *Anableps tetraphthalmus* Bl. Bei diesem Zahnkarpfen ist das Auge zum Sehen in der Luft wie im Wasser befähigt. Das „Doppelauge“ entsteht durch eine Zweiteilung der Hornhaut und der Sehlöcher. Die Augenlinse ist sehr groß und berührt die Retina. Letztere ist entsprechend den beiden Sehlöchern durch eine Hautfalte in zwei zueinander senkrecht stehende Teile geteilt. Der Fisch schwimmt stets so, daß der horizontale Hornhautstreifen genau in der Wasserlinie liegt, wobei ein Teil des Rückens und des Kopfes mit dem oberen Augenteil über das Wasser ragt. Auf der unteren Hälfte der Netzhaut erzeugen die aus der Luft kommenden Lichtstrahlen ein Bild, auf der oberen die aus dem Wasser stammenden. Das „Wasserauge“ besitzt eine längere Achse als das „Luftauge“, was seine Erklärung findet, daß die Hornhaut im Wasser nicht als brechendes System wirkt.

Ein ähnliches Auge, das ein deutliches Sehen in der Luft selbst auf größere Entfernungen ermöglichen soll, wird den beiden Schlammhüpfern *Periophthalmus* und *Boleophthalmus* zugeschrieben. Auch besitzt das Auge als Schutz gegen Austrocknung ein bewegliches äußeres Augenlid und kann in eine eigene seitliche Grube des Körpers eingeschlagen werden.

Nach diesen anatomischen Betrachtungen wenden wir uns der physiologischen Funktion des normalen Fischeauges zu. Während die Augen aller luftbewohnenden Wirbeltiere in der Ruhestellung für die Ferne eingestellt sind, ist es das Fischeauge für die Nähe. Alle Fische sind normalerweise kurzsichtig; ihre Augen sind auf die durchschnittliche Entfernung von etwa 1 m eingestellt. Sollen Gegenstände aus größerer Entfernung noch deutlich wahrgenommen werden, dann muß das Auge dieser Entfernung entsprechend akkommodiert werden. Diese Akkommodation geschieht durch Annäherung der Linse an die Netzhaut mittels des sichelförmigen Fortsatzes. Auf diese Weise vermögen Süßwasserfische durchschnittlich bis auf Entfernungen von 10 bis 12 m noch deutlich zu sehen. Die Akkommodationsfähigkeit ist übrigens bei den verschiedenen Fischen eine verschiedene. Während z. B. die Hai-fische infolge der rudimentären Ausbildung des Linsenmuskels eine Akkom-

modation vollständig vermissen lassen, variiert die Akkommodationsbreite, das ist der Unterschied zwischen Ruhestellung und größter Akkommodation, bei Knochenfischen um ein bedeutendes. Sie ist bei schnellschwimmenden pelagischen Fischen eine geringe, dagegen bei benthonischen Formen (Grundfischen), wie dem Himmelsgucker (*Uranoscopus*), den Schollen (*Pleuronektiden*) u. a. eine weit größere. Doch dürfte dieselbe im allgemeinen ein deutliches Sehen auf eine Entfernung von über 12 m nicht zulassen.

Die geringe Akkommodationsbreite der Fische läßt sich durch die Lichtverhältnisse im Wasser erklären. Die meisten der Gewässer sind durch Schwebstoffe organischer oder anorganischer Natur stark getrübt, und selbst die klarsten Seen besitzen nur eine Sichtbarkeitsgrenze von höchstens 18 bis 20 m. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch in den verschiedenen Meeren. Bedenkt man nun, daß trübes oder strömendes Wasser durch die starke Zerstreuung der Lichtstrahlen eine verminderte Durchsichtigkeit besitzt und selbst klares und durchsichtiges Wasser schon in 1 m Tiefe nur geringe Bruchteile der einfallenden Lichtstrahlen mehr aufweist, so wird man die zweckmäßige Einrichtung der Kurzsichtigkeit des Fischeauges verstehen.

Was erblickt nun der Fisch oder welche Vorstellung bekommt er von der Außenwelt? Nach physikalischen Gesetzen werden bekanntlich Lichtstrahlen, die aus der Luft ins Wasser einfallen, nach dem Einfallslot gebrochen. Das Fischeauge sieht daher einen Gegenstand in der geraden Verlängerung der von ihm ausgehenden, im Wasser gebrochenen Strahlen, d. h. es erblickt diesen viel höher, als er in Wirklichkeit ist. Ein am Ufer gehender Mensch erscheint demnach dem Fische in der Luft über der Erde sich zu bewegen. Anders verhalten sich dagegen die Lichtstrahlen, welche aus dem Wasser in die Luft austreten. Ihre Fortleitung geschieht nur in dem Falle, wenn sie gegen die innere Wasseroberfläche in einem Winkel auftreffen, der mindestens  $48\frac{1}{2}^{\circ}$  beträgt. Dagegen werden alle Lichtstrahlen, welche unter einem kleineren Winkel die Wasseroberfläche von innen berühren, total ins Wasser zurückgeworfen und gehen überhaupt nicht in die Luft (totale Reflexion). Steht daher der Fisch derart im Wasser, daß die Strahlen seines Bildes das Auge eines Menschen in einem kleineren Winkel als  $48\frac{1}{2}^{\circ}$  gegen die Wasseroberfläche zu treffen, so wird der Fisch vom Auge des Menschen nicht wahrgenommen. Daher die Erscheinung, daß der Fisch den Angler viel früher sieht und flieht, als dieser ihn erblickt hat.

Neben der Frage über das Sehvermögen des Fischeauges auf verschiedene Distanzen stand lange im Mittelpunkt des Interesses jene, ob den Fischen ein Farbenunterscheidungsvermögen zukomme. Vor kurzer Zeit hat Heß durch exakte Versuche die Frage dahin beantwortet, daß die Fische sich ganz so verhalten wie der total farbenblinde Mensch, da die relativen Helligkeiten, in denen die Fischeaugen verschiedene Teile des Spektrums sehen,



nahezu oder ganz übereinstimmen mit jenen, in welchen sie der total farbenblinde Mensch bei jeder Lichtstärke und der dunkeladaptierte bei entsprechend geringer Lichtstärke sieht. Die Untersuchungen basieren auf H e r i n g s Feststellung, daß das normale helladaptive Auge des Menschen das lichtstarke Spektrum in der Gegend des Gelb am hellsten sieht, für den total farbenblinden Menschen dagegen die Stelle der größten Helligkeit nach der Gegend des Gelbgrün bis Grün verschoben ist.

Wurde z. B. das Glasbassin, in dem sich Fische wie Aitel, Rotaugen und Atherinen befanden, mit seiner ganzen Breite von verschiedenen homogenen Lichtern durchstrahlt, so konnte man die Wahrnehmung machen, daß fast alle Fische sofort in der Richtung gegen das Hellgrün bis Grün des Spektrums schwammen, während im Gelbrot und Rot des Spektrums fast gar keine Fische verblieben. Wurde nun aber mit einer anderen Lichtquelle eine beliebige andere Stelle im Rot oder Blau am hellsten beleuchtet, so steuerten die Fische in diese hellste Stelle, gleichgültig, in welcher Farbe sie sich befand. Ging aber diese zweite Lichtstärke unter ein gewisses Maß herunter oder hörte ganz auf, so nahmen die Fische ihre ersten Stellungen wieder ein. Auf Grund dieser und ähnlicher Versuche konnte H e ß die Vermutung aussprechen, daß die meisten Fische die Grundfarben Rot, Gelb, Grün und Blau nicht anders unterscheiden als nach ihren verschiedenen Helligkeitswerten; sie sehen diese Farben wie der farbenblinde Mensch nur als Nuancen von Hellgrau, Dunkelgrau bis Schwarz.

Daß diese Farbenblindheit aber nicht allen Fischen zukommt, hat v. F r i s c h nachgewiesen. Er stellte Pfrillen (*Phoxinus laevis* Ag.) von gleicher Farbe, die auf psychische Erregung sowie auf verschiedenen Untergrund in gleicher Weise reagierten, teils auf einen grauen, teils auf einen gelben resp. roten Untergrund, nachdem er vorher diese drei Farben auf den gleichen Helligkeitswert abgestimmt hatte, und fand, daß die Pfrillen auf gelbem Grunde nach einiger Zeit auch ihre gelben Farbstoffzellen ausgedehnt hatten, desgleichen die Fische auf rotem Grunde die roten Chromatophoren. Wurde aber derselbe Versuch mit geblendeten Fischen angestellt, so blieb obige Reaktion der gelben und roten Chromatophoren vollständig aus. Damit ist der Nachweis erbracht, daß den Pfrillen ein Farbensinn nicht abgesprochen werden kann.

Auch B a u e r wendet sich gegen eine Verallgemeinerung der H e ß schen Befunde. Er will die von diesem gefundene Übereinstimmung der Helligkeitsverteilung im Spektrum bei den Fischen bei dem dunkeladaptierten und dem total farbenblinden Menschen nur für dunkeladaptierte Fische gelten lassen; bei Helladaptation tritt dagegen nach seinen Versuchen eine Unterscheidung von Farben hinzu.

Die Ansicht, daß die Tiefseefische instande seien, verschiedene Farben zu unterscheiden, mußte aufgegeben werden, als der Bau ihrer Augen ge-

nauer untersucht worden war. Wie oben erwähnt, sind in den Augen dieser Fische die farbenempfindlichen Elemente, die Retinazapfen, nur selten und dann in minimalen Mengen im Verhältnis zu den allgemein lichtempfindlichen Stäbchen vorhanden (1 : 1000), so daß von einer Farbenempfindlichkeit nicht gesprochen werden kann.

#### d) Das Gehörorgan.

Bei den höheren Wirbeltieren zerfällt das Gehörorgan in drei Teile: äußeres, mittleres und inneres Ohr oder Labyrinth. Das Gehörorgan der Fische wird dagegen nur durch das innere Ohr repräsentiert. Die einfachste Form desselben findet sich bei den Rundmäulern (Cyclostomen), wo, wie z. B. beim Schleimaal (*Myxine*), dasselbe aus einer ausgezogenen Blase besteht, die einen halbkreisförmigen Kanal (*Canalis semicircularis*) mit zwei ampullenartigen Erweiterungen besitzt und in einen blindgeschlossenen Gang (*Ductus endolymphaticus*) endigt. Bei den Neunaugen (*Petromyzonten*) finden sich bereits zwei halbzirkelförmige Kanäle mit einer deutlich angehenden Differenzierung in Vorhof (*Utriculus*) und Sack (*Sacculus*). Bei allen anderen Fischen besteht das Labyrinth aus drei Teilen: *Utriculus*, *Sacculus* mit einem häutigen Anhang, der *Lagena* und drei halbzirkelförmigen Kanälen. Alle Teile sind mit einer gallertartigen Flüssigkeit gefüllt. Der *Ductus endolymphaticus* ist bei den Haien (*Selachiern*) wohl entwickelt, mündet durch eine Öffnung auf dem Kopfe nach außen und steht daher mit dem umgebenden Medium in Verbindung. Bei allen übrigen Fischen ist er verkümmert und blind geschlossen. Die drei halbzirkelförmigen Kanäle entspringen vom *Utriculus*, je mit einer kleinen Erweiterung, der Ampulle, verlaufen in den drei Richtungen des Raumes und münden wieder in den *Utriculus* ein. Die Ampullen enthalten in ihrem Inneren Endigungen des Hörnervens (*Nervus acusticus*). Weitere Endigungen von Hörnervenästen (*Maculae acusticae*) finden sich im *Utriculus* und *Sacculus*, desgleichen liegen in denselben die Gehörsteine (*Otolithen*), von denen man drei an der Zahl unterscheidet: *Sagitta* (im *Utriculus*), *Asteriscus* und *Lapillus* (in *Sacculus* und *Lagena*). Die letzten beiden sind klein, während der *Sagittastein* bei den verschiedenen Fischen ansehnliche Größe erreicht und zur Bestimmung einzelner Fischarten verwendet werden kann. Der genannte *Otolith* sitzt mit seiner medialen Fläche dem Nervenende an und ist von einer den ganzen *Sacculus* ausfüllenden Gallertmasse (*Endolympe*) umgeben. Er besitzt ferner die Eigentümlichkeit, daß er gleich den Schuppen der Fische eine Schichtenbildung aufweist, welche zur Altersbestimmung der Fische verwendet werden kann. *Reibisch* gelang der Nachweis, daß die Schichtenbildung abhängig ist von Temperaturen, unter denen ihre Ausbildung stattfindet, derart, daß die stärker kalkhaltigen, dunkel erscheinenden Ringe im Sommer gebildet werden, während im Winter infolge einer spärlichen



Einlagerung von kohlensaurem Kalk die hellen Schichten entstehen (s. Fig. 19).

Fragen wir nunmehr nach der Funktion des Gehörorgans der Fische, so kommt dem Labyrinth in erster Linie eine statische Eigenschaft zu. Es hat die Aufgabe, den Fisch über seine Gleichgewichtslage zu informieren. Durchschneidet man einem Fisch die halbzirkelförmigen Kanäle oder zerstört ihm das ganze Labyrinth, dann verliert er vollkommen die Orientierung im Raume, führt kreis- oder schraubenförmige Manegebewegungen aus und schwimmt auf dem Rücken. Neben der statischen Funktion erfüllt das Labyrinth noch eine zweite Aufgabe, die darin besteht, den Fisch über die Geschwindigkeit seiner Schwimmbewegungen zu orientieren. Dies geschieht vermittels der Otolithen, welche bei Vorwärtsbewegung des Fisches aus ihrer Lage verschoben werden und einen Druck auf die Labyrinthwand ausüben, der dem Fisch die Schnelligkeit seiner Bewegungen vermittelt. Wie steht es nun mit dem Hören der Fische? Je mehr die Erkenntnis von

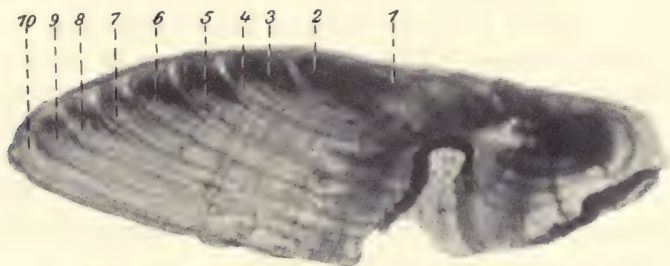


Fig. 19. Querschliff durch den Otolithen eines 9 Jahre 6 Monate alten Huchens (*S. hucho* L.) mit 10 Jahreszonen.

obigen beiden Funktionen des Labyrinths sich immer befestigte, desto mehr begann man an der Richtigkeit der alten Ansicht, daß die Fische hören könnten, zu zweifeln. Tatsächlich ist es verschiedenen Forschern (Kreidl, Körner u. a.) gelungen, experimentell den Nachweis zu führen, daß die Fische nicht fähig sind, Töne im Wasser zu perzipieren. Von dieser Regel machen indes einige Fische, zu denen in erster Linie die Welse (*Siluriden*) zu rechnen sind, eine Ausnahme. Vermittels exakter Versuche gelang es Maier und mir nachzuweisen, daß z. B. der Zwergwels (*Amiurus nebulosus* Raf.) auf Glockentöne, schrille Piffe usw. stark reagiert, eine Eigenschaft, die er nach Exstirpierung des Labyrinths sogleich verliert. Auch bei einem anderen Süßwasserfisch Amerikas, dem Killifisch (*Fundulus heteroclitus* L.) ist das Gehörorgan genau untersucht und ihm die Fähigkeit des Hörens zugesprochen worden. Außer diesen Fischen scheint eine Hörfunktion noch einigen lauterzeugenden marinen Vertretern zuzukommen (siehe weiter unten), doch fehlen darüber genaue Untersuchungen.

Ist demnach erwiesen, daß den meisten Fischen eine Perzeption von

Tönen nicht zukommt, so werden auf der anderen Seite grobe Schallwellen, welche von starken Geräuschen herkommen und im Wasser starke Fortpflanzungswellen erzeugen, wahrgenommen (z. B. beim Abfeuern eines Revolvers im Zimmer, Kanone im Freien). Doch sind es hier die heftigen Erschütterungen, die sich dem Labyrinth und der Seitenlinie mitteilen und eine Reaktion seitens des Fisches auslösen.

Bei vielen Fischen, z. B. den Welsen (Siluriden), Weißfischen (Cypriniden), Schmerlen (Cobitiden), ferner bei Barschen (Perciden) und Heringen (Clupeiden) existiert zwischen Labyrinth und Schwimmblase eine Verbindung, die den Fisch in den Stand setzt, sich durch Vermittlung des Gehörorgans über den Druckgrad der Gase zu orientieren. So sendet bei den Barschen die Schwimmblase am vorderen Ende zwei hörnerartige Ausläufer bis an die hintere Seite des Schädels, der hier zwei von einer Membran überzogene Stellen, sogenannte Fontanellen, besitzt, an welche sich von der Innenseite das Labyrinth anlegt. Bei den Heringen reicht das Vorderende der Schwimmblase an die Schädelbasis und teilt sich hier in Form einer Gabel, deren Ausläufer mit Ausstülpungen des Labyrinths in Verbindung stehen. Bei den Welsen und karpfenartigen Fischen ist die Verbindung zwischen Gehörorgan und Schwimmblase durch eine Reihe von Knöchelchen (Weberscher Apparat), die sich von der Wirbelsäule abgegliedert haben, hergestellt.

Von manchen Autoren wird angenommen, daß die erwähnte Verbindung zwischen Gehörorgan und Schwimmblase auch dazu diene, eine Fortleitung der von Fischen erzeugten Laute zu bewirken.

Damit komme ich zur Lauterzeugung der Fische. Da die Fische eines Kehlkopfs entbehren, werden die Töne oder Geräusche verursacht durch Reibung der Schlundknochenzähne, der Kiemendeckelstücke, Schultergürtelknochen und Flossenstacheln aneinander. Oder es können auch Muskeltöne sein, welche durch krampfhaftes Verkürzen der Muskeln erzeugt werden. Diese Muskelgeräusche werden oft durch Übertragung der Schwingungen auf die Wand der Schwimmblase verstärkt, wie dies z. B. beim Knurrhahn (*Trigla*) und Stecherfisch (*Balistes*) der Fall ist. Auch gewisse brasilianische Welse und Adlerfische (*Sciaeniden*) benutzen die Schwimmblase als Resonanzboden der von ihnen erzeugten Laute. Außer diesen genannten Fischen gibt es noch eine Anzahl anderer, denen eine Erzeugung von Lauten zugeschrieben wird. Sie werden eingeteilt in solche, welche jene Geräusche auf willkürliche Art hervorbringen, und solche, die dieselben auf passive Art erzeugen.

Zu ersteren werden gezählt Vertreter der Plektognathengruppe, wie Igelfisch (*Diodon*), Kofferrisch (*Ostracion*) und Klumpfisch (*Orthogoriscus*), ferner der Killifisch (*Fundulus heteroclitus* L.) und der knurrende Kampffisch (*Ctenops vittatus* Cuv.); es sind meistens nur die Männchen dieser



Fische, welche besonders zur Laichzeit gewisse Töne zur Anlockung der Weibchen hervorbringen. Die Fische müssen mit einem guten Gehör ausgestattet sein, doch fehlen darüber Untersuchungen.

Zur zweiten Gruppe gehören der Knurrhahn (*Trigla*), der Adlerfisch (*Sciaena aquila* R.), der Trommelfisch (*Pogonias chromis* C. V.) und ein Süßwasserfisch, nämlich der Schlammpeizger (*Cobitis fossilis* L.). Bei letzterem wird der Laut durch plötzliches Ausstoßen von Luft aus Mund oder After hervorgebracht, sofern der Fisch fest mit der Hand erfaßt wird. Auch der Lungenfisch *Ceratodus* soll ein grunzendes Geräusch dadurch abgeben, daß er vom Grunde an die Oberfläche steigt, um seine Lunge zu entleeren und mit frischer Luft zu füllen.

## 6. Die Organe der Ernährung und Verdauung.

Die Ernährungsorgane der Fische lassen sich einteilen in die Mund- und Schlundhöhle (Pharynx), Speiseröhre (Ösophagus), Magen, Dünn- und Dickdarm, welcher vermittels des Afters nach außen mündet.

Während beim Lanzettfischchen (*Amphioxus*) der Darmkanal am schädellosen Vorderende mit einer Öffnung beginnt, die zwecks Herbeistrudlung von Nahrung mit einem Zirrenkranz versehen ist, besitzen die Rundmäuler (Cyclostomen) ein Saugmaul, das jede Kieferbildung vermissen läßt und von starken Lippen gebildet wird. Die Mundöffnung führt in eine trichterförmige Mundhöhle, welche mit sogenannten Hornzähnen ausgekleidet ist. In ihrem Grunde liegt eine ebenfalls mit Hornzähnen bewaffnete Zunge, die stempelartig hin- und herbewegt werden kann, um das Ansaugen dieser Fische zu ermöglichen. Bei den anderen Fischen zeigt der Mund hinsichtlich seiner Form, Lage und Ausdehnung große Verschiedenheit. Seine Begrenzung erfolgt durch Kiefer (Zwischen-, Ober-, Unterkiefer). Seine Lage befindet sich entweder auf der Unterseite des Kopfes, wie bei Haien, Rochen, Stören und einigen Knochenfischen, wie Barben (*Barbus barbus* L.), Brachsen (*Abramis brama* L.) und Nase (*Chondrostoma nasus* L.), (unterständig), oder es ist durch Verlängerung des Unterkiefers nach oben verlagert (oberständig), wie z. B. beim Petermännchen (*Trachinus draco* L.), Angler (*Lophius piscatorius* L.), Sterngucker (*Uranoscopus*), Ziege (*Pelecus cultratus* L.) u. a. In der Regel ist jedoch bei den meisten Fischen die Mundöffnung an die Spitze der Schnauze gestellt, so daß ein Kiefer den anderen nicht überragt (endständig). In seltenen Fällen sind die Kiefer verlängert, bilden einen Schnabel, wie beim Hornhecht (*Belone*) oder eine Röhre, wie beim Schnepfenfisch (*Centrisceus scolopax* L.) und können zu scharfen Angriffswaffen werden, wie beim Sägefisch (*Pristis antiquorum* L.) und Schwertfisch (*Xiphias gladius* L.). Auch können sie pflasterartig verdickt sein und die Form eines Papageienschnabels annehmen, wie beim Igelfisch (*Diodon*),

den Papageifischen (Scariden) u. a.; bei letzteren werden sie zum Aufbrechen von Korallentieren und hartschaligen Mollusken verwandt. Die Größe des Maules hängt von der Lebensweise bzw. Art der Nahrung ab. Raubfische, wie Hecht, Forelle, Wels, Angler, und die Tiefseefische — das höchste Extrem verkörpert *Macropharynx* — haben ein weit gespaltenes mächtiges Maul, Friedfische dagegen, wie z. B. die karpfenartigen, ein kleines. Doch kann



Fig. 20. Brachsen (*Abramis brama* L.); der Fisch links nimmt mit vorgestrecktem Maul eine Schnakenlarve vom Boden auf. (Aus Hesse.)

es bei diesen durch vorstreckbare Lippen öfters rüsselartig verlängert werden und zum An- oder Absaugen dienen, wie bei den Lippfischen (Labriden) oder Karpfen (Cypriniden, s. Fig. 20).

Eine bewegliche Zunge fehlt den höheren Fischen; an ihrer Stelle kann das Zungenbein, versehen mit einer weichen muskulösen Bedeckung, in die Mundhöhle ragen und eine falsche Zunge bilden.



Die Mund- und Rachenhöhle der Fische zeichnet sich durch ihren Reichtum an Zähnen aus, wie solche bei keiner Tierklasse anzutreffen ist. Zahnlos sind nur wenige Fische, wie der Stör (*Acipenser sturio* L.) und die Büschelkiemer (*Lophobranchier*). Bei den übrigen Fischen sitzen die Zähne nicht nur auf den Kiefern, sondern auch auf allen Teilen der Mundhöhle und des Rachens (Pharyngealzähne). Sie sind wurzellos und meistens auf dem Knochen angewachsen oder auch mittels Ligamenten in der Schleimhaut befestigt (Hecht, Angler, Dorsch u. a.). Ihrer Struktur nach bestehen die Fischzähne aus Vasodentin und sind mit Schmelz überzogen. Sie sollen bei den meisten Fischen das ganze Leben über wechseln, indem sich die

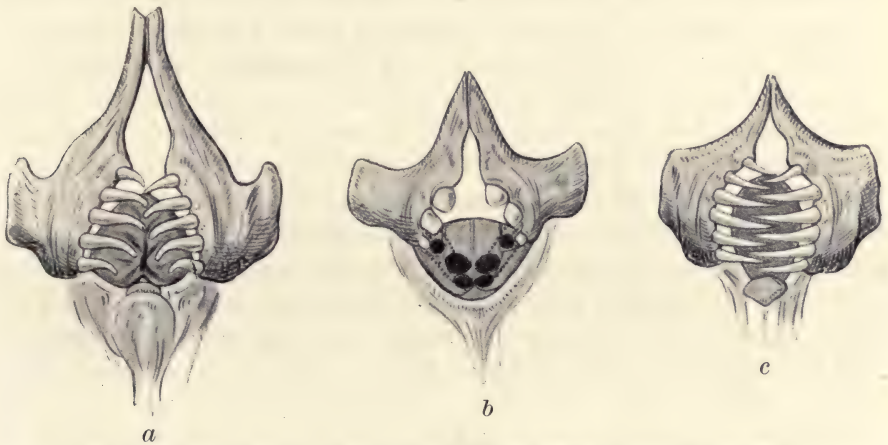


Fig. 21. Schlundzähne und Kauplatten dreier Weißfische (ventral gesehen).

*a* Barbe (*Barbus fluviatilis* Ag.); *b* Karpfen (*Cyprinus carpio* L.); *c* Nase (*Chondrostoma nasus* L.).

neuen Ersatzzähne meist von innen her nachschieben. Das nämliche galt auch von den Schlundzähnen der Cypriniden (s. Fig. 21), doch hat kürzlich Arcangeli nachgewiesen, daß bei diesen Fischen ein Zahnwechsel nicht stattfindet. Die Schlundzähne werden vielmehr mit zunehmendem Alter abgeschliffen und können so zur Bestimmung des Alters des einzelnen Individuums dienen. Neben den funktionierenden Schlundzähnen besitzen die Weißfische noch Zahnreihen, die bisher als Ersatzzähne aufgefaßt wurden, aber nie nachrücken und wahrscheinlich als abortierende Zähne zu deuten sind. Ob diese Annahme auch für die anderen Fische gilt, müssen erst neue Untersuchungen zeigen. Die Form der Zähne variiert außerordentlich; von breiten plattenartigen Gebilden bis zu langen und feinen stachel- oder borstenartigen Formen finden sich alle Übergangsstufen, ja selbst bei ein und demselben Fische können die einzelnen Zahngruppen verschiedene Gestalt besitzen. Je nach derselben unterscheidet man Fang- oder Hundszähne, Mahlzähne, Wimper- oder Bürstenzähne und Hechelzähne. In den meisten Fällen dienen die Zähne zum Erfassen und Festhalten der Beutetiere (Raubfische),

sind zu diesem Zwecke spitz kegelförmig, meist etwas nach hinten gebogen und können bei manchen Fischen, wie z. B. dem Hechte, bei geschlossenem Maule nach innen umgelegt werden. Alle karpfenartigen Fische (Cypriniden) besitzen ein zahnloses Maul, dagegen im Rachen die sogenannten unteren Schlundzähne (s. oben), welche gegen eine am Hinterhauptsknochen befestigte Hornplatte (Kauplatte, s. Fig. 21) gestemmt werden und hier entweder mahlende oder reißende Bewegungen ausführen können.

Neben Kiefer- und Schlundzähnen haben viele Fische eine besondere Abart von Zähnen, die sogenannten Reusenzähne. Sie sitzen am inneren konkaven Rande jedes Kiemenbogens, greifen oft wie die Zinken zweier Kämme ineinander ein und bilden einen Gitter- oder Filterapparat, welcher einerseits die Kiemen vor einer Schädigung durch Fremdkörper schützt, anderseits bei der Nahrungsaufnahme die Nahrungstiere zurückhält. Je kleiner die Nahrungsobjekte sind, desto vollkommener und fester ist dieser Reusenapparat konstruiert (z. B. bei den Renken und Heringen). Bei Raubfischen dagegen, bei denen die Nahrung bekanntlich ganz heruntergeschlungen wird, sind die Reusenzähne klein und bilden zwischeneinander weite Lücken. In vielen Fällen gelingt es, aus der Beschaffenheit des Reusenapparates geradezu einen Schluß auf die Art der Nahrung zu ziehen.

Auf die Schlundhöhle folgt eine kurze Speiseröhre (Ösophagus), welche mit starken Muskelwandungen ausgestattet und einer großen Erweiterung fähig ist. Es ist ja bekannt, daß Raubfische (z. B. Hecht u. a.) Artgenossen

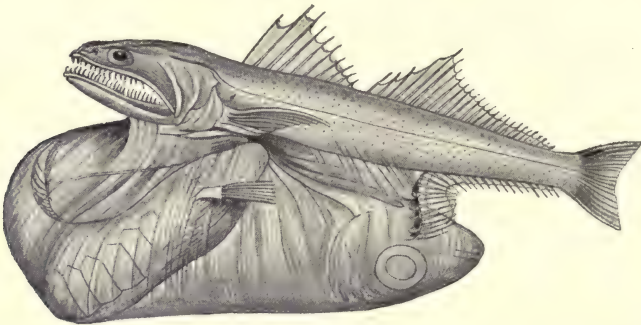


Fig. 22. Gefräßigkeit eines Tiefseefisches (*Chiasmodon niger*). (Nach Günther.)

verschlingen können, die ihnen an Umfang nicht nur nicht nachstehen, sondern sie an Größe mehrfach übertreffen (s. Fig. 22).

Die Speiseröhre geht meist ohne deutliche Grenzen in den hakenförmigen Magen über, der sich ebenfalls stark ausdehnen kann. Man unterscheidet gewöhnlich am Magen zwei Partien, den voluminösen absteigenden Schenkel (Kardialteil), der mit aufgenommener Nahrung oft prall angefüllt erscheint, und den aufsteigenden engen Schenkel, der durch den gut ausgebildeten Pylorus (Pförtnernteil) in den Darm weiterführt. An der Übergangsstelle



des Pförtners zeigen sich bemerkenswerte Bildungen: eine Klappe, welche den Eingang abschließen kann, hinter dieser die Einmündung des Gallenganges und schließlich eine wechselnde Zahl von Öffnungen, genannt Schläuche, die den Namen Pylorusanhänge (*Appendices pyloricae*) führen. Es sind Blindsäcke, die eine Vermehrung der Kapazität und Oberfläche des Darmes bezwecken. Sie fehlen den meisten Haifischen, Knorpel- und vielen Knochenfischen. Ihre Zahl wechselt außerordentlich; in Einzahl besitzt sie der Angler (*Lophius piscatorius* L.), drei der Flußbarsch (*Perca fluviatilis* L.), dagegen in großer Zahl die Salmoniden (150), Makrelen (190) und andere. Über ihre Funktion ist nichts Näheres bekannt; da aber die sie innen auskleidende Schleimhaut mit jener des Darmes vollkommen übereinstimmt, müssen sie als echte Darmausstülpungen gelten.

Ähnliche Einrichtungen, die gleichfalls eine Vergrößerung des Darmrohres bezwecken, finden sich bei einigen Fischen im Inneren ihres Darmes. So verläuft bei den Rundmäulern in ihrem Darminneren eine große Falte parallel der Darmrichtung; bei den Haien, Ganoidfischen und Lurchfischen wird die Länge dieser Falte durch mehrere wendeltreppenartige Windungen vermehrt. Es entsteht die sogenannte Spiralklappe oder Falte. Dieselbe macht z. B. in dem 16 cm langen Mitteldarm des Heringshaies (*Lamna cornubica* Flem.) vierzig Umdrehungen und bewirkt damit eine Vergrößerung der Oberfläche dieses Darmabschnittes auf das Sechsfache; freilich wird durch eine so eng gewundene Spiralfalte die Bewegung der Nahrung im Darm sehr verlangsamt (Hesse). Bei den Selachiern ist der Magen ebenso lang wie der Darm, während bei den meisten Fischen das Darmrohr die Magenlänge um ein Vielfaches übertrifft. Dieser Unterschied wird bei den Haien wahrscheinlich durch die Spiralklappe ausgeglichen (Weinland).

Häufig behält der Darmkanal während seines ganzen Verlaufes hindurch seine Weite bei, so daß nur die Einmündung verschiedener Drüsengänge als Anhaltspunkt zur Unterscheidung seiner Abteilungen dient. So fehlt den karpfenartigen Fischen (Cypriniden) ein besonderer Magenteil vollständig, indem der Schlund unmittelbar in den Darm übergeht. Andere Fische, welche ebenfalls als magenlos bezeichnet werden müssen, sind z. B. die gemeine Seeschwalbe (*Trigla hirundo* L.), der Petersfisch (*Zeus faber* L.), der Pfauenlippfisch (*Crenilabrus pavo* C. V.), der Angler (*Lophius piscatorius* L.), die Seebrassen (*Sargus*), Schellfische (Gadiden) u. a. Allen diesen Fischen fehlen auch die *Appendices pyloricae*.

In seinem weiteren Verlaufe läßt der Mitteldarm keine Besonderheiten erkennen; an seinem Hinterende verdickt er sich zum kurzen End- oder Dickdarm, welcher im After nach außen mündet.

Was nun die Gesamtlänge des Darmes bei den Fischen betrifft, so ist dieselbe abhängig von der Art der Nahrung. Es zeigt sich nämlich, daß der Darm der pflanzenfressenden Fische in der Regel länger ist als jener

der fleischfressenden. So haben bei den Zahnkarpfen (Cyprinodonten) die fleischfressenden Gattungen (Cyprinodon, Fundulus) ein kurzes Darmrohr, bei den pflanzenfressenden dagegen (Girardinus, Poecilia) verläuft er in zahlreichen Windungen. In ähnlicher Weise zeigt sich der Unterschied zwischen Cypriniden und Salmoniden. Während bei letzteren der Darm einen geraden Verlauf hat, bildet er bei den Karpfen zahlreiche Windungen, die erkennen lassen, daß diese Fische nicht ausschließlich Karnivoren sind. Über das Verhältnis der Körper- zur Darmlänge existieren bei verschiedenen Fischen Messungen. Dasselbe beträgt z. B. beim Hecht, Schlei, Döbel, Rotaugen, Brachsen 1 : 1, beim Aal, Zander und Barsch 3 : 2, bei der Karausche 2 : 3, bei der Ziege 6 : 5, dem Wels 11 : 8.

Bevor wir uns den physiologischen Verdauungsvorgängen zuwenden, müssen noch vorher die äußeren und inneren Drüsen des Darmes kurz besprochen werden. Beginnen wir mit ersteren. Zunächst fehlen den Fischen die höheren Wirbeltieren zukommenden Speicheldrüsen. Dagegen besitzen alle Fische eine *Leber*. Ihre äußere Form zeigt große Verschiedenheiten; sie ist entweder einfach oder hat zwei oder drei lappige Fortsätze. Bei den Karpfen (Cyprinoiden) bildet sie drüsige Bänder, die sich in vielfachen Schlingungen dem Darme anlegen, beim Flußbarsch (*Perca fluviatilis* L.) ist sie dagegen ein voluminöses Organ von bräunlicher Farbe, das sich bis zum Ende des Magenblindsackes erstreckt. In ihrem Inneren zeigt sie meist tubulösen Charakter mit Gallenkapillaren. Sie hat die Aufgabe, die Gallenflüssigkeit zu produzieren, welche sie entweder direkt in den Anfangsteil des Mitteldarmes oder vorher in eine ovale Gallenblase entleert. Außerdem enthält die Leber in ihrem Inneren bei vielen Fischen viel flüssiges Fett (Öl), z. B. bei Neunaugen, Haien und Knochenfischen (Schellfischen, Rutte) und wird dann als Leckerbissen oft sehr geschätzt.

Zu den äußeren Anhangsdrüsen zählt ferner die *Bauchspeicheldrüse* (Pankreas), welche ausnahmslos allen Fischen zukommt. Ihre Größe ist sehr variabel; oft in Gestalt von mikroskopisch kleinen Drüsen, die durch die ganze Bauchhöhle zerstreut sind, oft eine kompakte Drüse bildend, die mit einem oder mehreren längeren oder kürzeren Ausführungsgängen in den Darm mündet (Cyclostomen). Bei den Knochenfischen stellt sie eine sogenannte „diffuse“ Drüse dar, die in ihrem Inneren aus langen, verzweigten und untereinander anastomosierenden Schläuchen besteht. Charakteristisch für das ganze Pankreas der Knochenfische ist ferner die enge Verbindung des Blutgefäßsystems mit dem Drüsengewebe und die Durchwachsung der Leber durch dasselbe. In letzterem Falle spricht man von einem *Hepatopankreas*. Dasselbe spielt, wie unten des näheren ausgeführt ist, beim Verdauungsprozesse der magenlosen Teleostier eine hervorragende Rolle.

Von äußeren Drüsen wäre endlich noch die dunkelrote *Milz* zu nennen,



welche bei Knochenfischen vermittels ihrer Gefäße und einer Falte des Bauchfelles an dem pylorischen Teil des Magens oder dem Anfange des Mitteldarmes aufgehängt ist. Bei den Haien sind häufig mehrere kleinere Stücke von dem Hauptkörper der Milz losgelöst. Über die Bedeutung der Milz ist nichts Sicheres bekannt, doch steht sie vermutlich zur Blutbildung in gewisser Beziehung.

Was nun die inneren Drüsen betrifft, so treten solche als echte mehrzellige Gebilde erst bei den Haien auf, während beim Lanzettfisch und den Neunaugen nur einzellige Drüsenzellen vorkommen. Und zwar enthält bei höheren Fischen, abgesehen von einzelligen Schleimzellen, stets nur die Schleimhaut des Magenteils die beiden Komponenten Fundus- und Pylorusdrüsen, während sie dem Anfangs-, Mittel- und Enddarm vollkommen fehlen. Auch der Spiraldarm der Haie läßt diese Drüsen ganz vermissen; desgleichen fehlen sie allen Knochenfischen, die keinen Magen besitzen, wie Weißfischen (Cyprinoiden), Grundeln (Gobiiden), Schleimfischen (Blenniiden) u. a. Bei diesen münden die Ausführungsgänge des Hepatopankreas gleich hinter dem Kiemendarm, so daß der Schlund unmittelbar in den Darm übergeht. Die Schleimhaut des Darmes weist im übrigen bezüglich ihres Reliefs interessante Verhältnisse auf. Eine eigentliche Zottenbildung fehlt oder ist sehr schwach ausgebildet; an ihre Stelle tritt meistens eine Längs- und Querfaltung, wodurch eine charakteristische Kryptenbildung hervorgerufen wird. Dieselbe ist im Darm vom Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) und der Schleie (*Tinca vulgaris* Cuv.) besonders scharf ausgeprägt (s. Fig. 23).

Auch der Hechtdarm zeigt eine sehr starke Oberflächenentwicklung. Im Gegensatz dazu gibt es indes wiederum Fische, deren Darminnenfläche vollständig glatt verläuft, wie beim Koppen (*Cottus gobio* L.), Dorsch (*Gadus morrhua* L.) u. a.

Die verschiedenen anatomischen und histologischen Verhältnisse des Darmkanals der Fische lassen von vornherein vermuten, daß der chemische Prozeß der Verdauung bei den verschiedenen Fischklassen auf verschiedene Weise vor sich gehen wird. Dies trifft in der Tat zu. Bei den meisten Hai-fischen wurde der Magen stets sauer reagierend vorgefunden, doch konnte Weinland zuerst beim Rochen (*Raja*) und van Herwerden dann noch bei anderen Selachiern (*Mustelus*) sowohl während der Verdauung wie auch beim leeren Magen dieser Fische auch eine alkalische Reaktion feststellen. Dieselbe soll durch die Beschaffenheit des Sekretes der Magenschleimhaut und nicht durch die Reaktion der eingeführten Nahrung bedingt werden. Der Reaktionswechsel des Schleimhautsekretes wird durch sogenannte Sphinkteren (Muskeln) herbeigeführt, „indem bei ihrem Verschuß das Blut in den Gefäßen gestaut wird und nun alkalisches Sekret zur Ausscheidung gelangt, während bei offenen Sphinkteren das Blut un-

gehindert zirkuliert und ein saures Sekret sich ergießt“ (Weinland). Die Entscheidung, welches Sekret auf die Nahrung ergossen wird, soll vom Nervensystem ausgehen. Es steht demnach fest, daß der Magen einiger Selachier sowohl peptische wie tryptische Reaktion aufweist. Ähnliche Verhältnisse weisen die Knochenfische auf, welche mit Drüsenmagen und pylorischen Anhängen ausgestattet sind. Trotz des ganz fraglosen peptischen Charakters der im drüsenhaltigen Magen wirksamen Protease ist der Nachweis gelungen, daß die Reaktion des Mageninhaltes nicht in allen Fällen

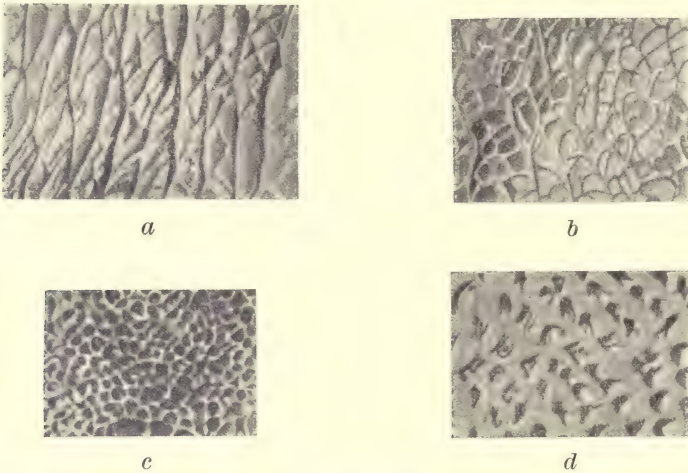


Fig. 23. Darmrelief verschiedener Fische. (Nach Eggeling.)

*a* Dünndarm von *Scorpaena scrofa*; *b* Dünndarm von *Trigla lyra*; *c* Dünndarm von *Cyprinus carpio*; *d* Enddarm von *Mugil cephalus*.

sauer ausfällt. Van Herwerden fand sie auch bei angefülltem Magen in vielen Fällen neutral oder alkalisch. Freie Säure konnte der Beobachter nur bei drei Fischen konstatieren, nämlich beim Lump (*Cyclopterus lumpus* L.), Dorsch (*Gadus morrhua* L.), Sternseher (*Uranoscopus scaber* L.). Neutral reagierte der Mageninhalt beim Angler (*Lophius piscatorius* L.), der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.), Meeräsche (*Mugil chelo* Cuv.), beim Bandfisch (*Cepola rubescens* L.) u. a. Alkalische Reaktion wurde nachgewiesen bei der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.), dem Steinbutt (*Rhombus maximus* L.), Meeraal (Conger) u. a. Eine Erklärung für diese Verschiedenheit der Reaktionen steht noch aus. Bei Süßwasserfischen, wie Forelle (*Trutta fario* L.), Hecht (*Esox lucius* L.) und Aal (*Aquilla vulgaris* L.) fand Decker den angefüllten Magen stets sauer reagierend. — Was nun die pylorischen Anhänge, deren funktionelle Bedeutung noch unklar ist, betrifft, so glaubt Krukenberg, daß ihnen eine große physiologische Bedeutung kaum zukommt und ihr funktioneller Wert nur darin zu suchen sei, daß ihr Sekret den Speisebrei bei seinem Eintritt in den Darm gleitbarer und kompakter macht. Bei magenlosen Fischen scheinen sie dagegen eine Verarbeitung des



Darminhaltendes bei alkalischer Reaktion zu ermöglichen und damit die Wirkung des Pankreas zu unterstützen.

Die tryptische Wirkung in dem Darme der magenlosen Fische ist ziemlich sicher nachgewiesen; doch ist noch unentschieden, ob diese Verdauungswirkung auf das Sekret des Pankreas oder auf Bildung von Enzymen seitens der Darmschleimhaut zu schreiben ist. Nach K r u k e n b e r g scheint beim Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) Leber wie Darm ein die Eiweißkörper bei alkalischer wie neutraler Reaktion verdauendes Enzym abzusondern. Dieses Enzym sei echtes Trypsin, und seine Bildung nicht nur auf die dem Darm anliegende Drüsenmasse beschränkt, sondern erstrecke sich wahrscheinlich noch außerdem auf die Zellen der Darmmukosa.

In neuerer Zeit hat K n a u t h e über die Wirkung des Hepatopankreas beim Karpfen Versuche angestellt. Extrakte, die aus demselben hergestellt wurden, zeigten eine stark tryptische Wirkung, welche durch die Galle wesentlich unterstützt wurde. Verdauungsversuche, die mit stickstoffreichen, künstlichen Futtermitteln, wie Blut- und Fleischmehl, Lupinen, Mais angestellt wurden, ergaben nach achtzehnstündiger Dauer dieselbe vollständige Ausnutzung von Eiweiß wie bei Verwendung der Verdauungsekrete der Warmblüter bei Körpertemperatur. — Hier hätten weitere Untersuchungen über die Enzymwirkung bei verschiedenen hohen und niederen Temperaturen einzusetzen, um, was besonders für Zuchtfische von hohem praktischem Werte wäre, über die Nahrungsaufnahme und Verdauung derselben während der verschiedensten Jahreszeiten genau orientiert zu sein. Über die Art der Nahrung s. S. 137—143.

## 7. Die Atmungsorgane.

Der auf die Mundhöhle folgende Darmabschnitt, der Pharynx, ist bei den Fischen an das Atmen im Wasser angepaßt und steht mit der Außenwelt mittels paarig angeordneter Kiemenspalten in Verbindung. Dieselben werden als sackartige Ausstülpungen des Vorderdarms angelegt, die dann nach außen durchbrechen. Beim Lanzettfisch wird der Schlund von zahlreichen Spalten durchbrochen, die beim jungen Tier direkt nach außen, später aber in einen umhüllenden Raum, den sogenannten Peribranchialraum münden, welcher das Atemwasser hinter der Mitte des Körpers austreten läßt. Die Rundmäuler besitzen jederseits sieben Kiemenspalten; sie führen in Kiemensäcke, an deren innerer Fläche Kiemenblättchen vorhanden sind. Letztere sind ihrem Ursprunge nach ebenfalls Gebilde des Darmes (entodermaler Herkunft) und können als *Darmkiemen* bezeichnet werden. Im Gegensatz zu diesen stehen die echten *Hautkiemen* der Haifische, Schmelzschupper und Knochenfische. Sie entstehen an der Außenseite der Kiemenbögen aus dem äußeren Hautüberzug, dem Ekto-

derm, oft schon viel früher, als die Kiemenspalten gebildet sind, und können entweder äußere (fadenförmige) oder innere Kiemen sein. Außer den Hautkiemen werden bei Selachiern und einem Teile von Ganoidfischen aus den zwischen dem Kiefer- und Zungenbeinbogen liegenden Kiemensäcken ein paar Kanäle gebildet, welche die Mundhöhle mit der Außenwelt verbinden und als Spritzlöcher (Spiracula) bezeichnet werden. Die in dieser Spalte sich entwickelnde, nicht funktionierende Kieme heißt Spritzlochkieme oder Pseudobranchie. Bei den Rundmäulern münden die Kiementaschen mit einem engen, die Kiemenblättchen schützenden Kanale nach außen, bei den Haien besitzt jede Kiemenspalte eine besondere schmale Schutzdecke, eine Hautfalte, welche sich über die nächstfolgende Spalte hinüberlegt und mit der unterliegenden Haut verwächst. Einen weiteren Fortschritt weisen die Chimären (Holocephalen) auf, welche bereits einen die Kiemenspalten bedeckenden Kiemendeckel besitzen, welcher durch Knorpelstrahlen des Zungenbeinbogens gestützt wird. Die höchste Vollkommenheit erhält dieser Kiemendeckel bei Ganoid- und Knochenfischen, indem er an seinem Randteile mit einer Branchiostegalmembran umsäumt ist, wodurch die Kiemenhöhle fast vollkommen nach außen abgeschlossen werden kann.

Die Kiemenblättchen sitzen in zwei Reihen auf der äußeren Kante der Kiemenbogen; bei den Haien trägt außerdem der Zungenbeinbogen noch eine Reihe von Blättchen. Dieselben rücken bei den Ganoidfischen an die Innenseite des Kiemendeckels und bilden hier die sogenannte Operkularkieme. Bei den Knochenfischen ist dieselbe ganz verkümmert und findet sich hier nur in Gestalt eines Gefäßknäuels, den man Nebenkieme nennt.

Was nun den feineren Bau der Kiemenblättchen betrifft, so bestehen dieselben aus drei Elementen, einer dreieckigen Schleimhautfalte, einem knorpeligen oder knöchernen Stützstabe und aus Muskeln, die die Blättchen zweier Nachbarreihen einander nähern und voneinander entfernen können. Die Schleimhaut ist auf den flachen Seiten fein quergefaltet, es entstehen die sogenannten respiratorischen Fältchen, die eine Vergrößerung der Gesamtoberfläche zur Folge haben (beim Hecht kommen etwa 15 Fältchen auf 1 mm). Jedes Kiemenblättchen einer echten Kieme erhält von einer an der Außenseite des Bogens liegenden Arterie einen zuführenden Ast; dieser Ast verläuft zunächst an demjenigen Rande des Blättchens, mit welchem es dem Blättchen der benachbarten Reihe desselben Bogens zugewendet ist. Dabei gibt das Gefäß sekundäre Zweige ab, die sich in ein Netz von Kapillaren auflösen. Diese sammeln sich am Ende des Blättchens in ein größeres Gefäß, das an der äußeren Kante des Blättchens entlang läuft und in die Kiemenvene des Bogens einmündet. Zum Schlusse vereinigen sich die Venen aller Bogen zu der großen Körperaorta, die das oxydierte Blut in den Körper verteilt (s. weiter unten).

Die Zahl der Kiemenblättchen ist im allgemeinen eine große, doch kann



auch durch eine lappenartige Vergrößerung der einzelnen Blätter eine Reduktion derselben eintreten, wie bei den Büchelkiemern (Lophobranchier). Auch die Zahl der mit Kiemenblättchen versehenen Bogen wird häufig reduziert, wobei die Kiemenspalten manchmal an Größe abnehmen oder vollständig verschlossen werden. So trägt häufig der hintere Bogen nur eine Reihe von Kiemenblättchen, wie z. B. beim Flösselhecht (Polypterus), oder sogar gar keine, so daß nur drei Bogen Blätter tragen, wie dies beim Angler (Lophius), Kugelfisch (Tetrodon) zutrifft.

Außer den echten Kiemen unterscheidet man bei vielen Fischen sogenannte akzessorische Kiemen, die entweder sackförmige Ausstülpungen der Kiemenhöhle oder Anhangsgebilde der einzelnen Kiemenbogen darstellen. Sie kommen einigen Fischen zu, welche die Fähigkeit besitzen, das Wasser-

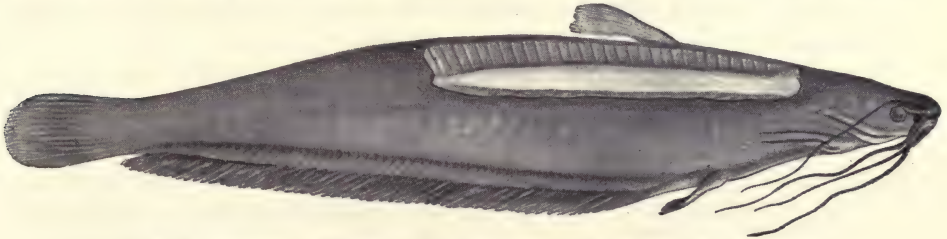


Fig. 24. *Saccobranchius singio*. Der respiratorische Sack ist frei präpariert.  
(Nach Schimkewitsch.)

medium zu verlassen und Luft zu atmen. So besitzen einzelne tropische Welsarten, wie *Clarias* und *Heterobranchus*, an den oberen Abschnitten des zweiten und vierten Kiemenbogens verzweigte Anhänge, von denen besonders diejenigen des vierten Bogens stark entwickelt sind und in einer taschenartigen Vertiefung der Schleimhaut der Operkularhöhle liegen. Ähnliche Anhänge besitzt der ebenfalls zu den Welsen gehörige *Saccobranchius*: einen Sack, welcher als Verlängerung der Kiemenhöhle mitten im Körper oberhalb der Rippen bis zum Schwanz verläuft und in seinem Inneren ein weitverzweigtes Gefäßnetz (sogenanntes Wundernetz) besitzt, das von den Kiemenarterien venöses Blut erhält, hier oxydiert und dieses der Aorta wieder zuführt (s. Fig. 24).

Schließlich zeichnen sich alle Labyrinthfische (*Anabas*, *Osphromenus*, *Trichogaster*, *Polyacanthus*, *Macropodus* usw.) durch den Besitz eines *Labyrinthorganes* aus, das allen diesen Fischen die Luftatmung zur Bedingung macht. Nach Henninger liegt hinter der Mundhöhle dieser Fische das Labyrinth, das von einer sackartigen Membran, der Labyrinthtasche, allseitig umschlossen wird. Das Labyrinth besitzt eine knöcherne Stütze, die durch Umwandlung eines Gliedes der ersten knöchernen Kiemenspange entsteht, indem von einer Knochenplatte derselben drei mehrfach gefaltete Seitenplatten ausgehen (s. Fig. 25). Durch diese mehrfache Faltung scheint das Labyrinthorgan sehr kompliziert gebaut,

was aber nicht zutrifft. Die Labyrinthtasche öffnet sich sowohl unter dem Kiemendeckel nach außen, als auch in die Mundhöhle. Das Blut, welches dem Labyrinth zugeführt wird, stammt aus den beiden ersten abführenden Kiemengefäßen, hat demnach die Kiemen bereits einmal passiert. Die Arterien verzweigen sich in der Haut des Labyrinths und bilden hier zahlreiche Wundernetze. Das Blut wird dann durch Ringvenen abgeführt, welche es in die Hauptvene (*Vena jugularis*) weiterleiten und dem Herzen zuführen. Es weicht in dieser Beziehung der Gefäßverlauf dieser Fische von den sonst für Knochenfische normalen Verhältnissen ab (s. S. 57), indem ein Teil des in den Kiemen und dem Labyrinthorgan arteriell gewordenen Blutes direkt dem Herzen zugeführt wird.

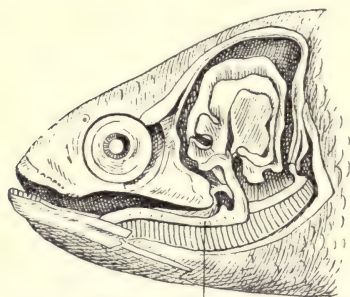


Fig. 25. Labyrinthapparat des Kletterfisches (*Anabas*), durch Entfernen des Kiemendeckels und der benachbarten Körperwand freigelegt.  
(Nach Henninger.)

Wie geht nun der Atemmechanismus der Fische vor sich? Derselbe besteht in einer abwechselnden Erweiterung und Verengerung der Mund- und Kiemenhöhle, wobei das Wasser durch das Maul eintritt und durch die Kiemenspalten nach außen gepreßt wird. Dabei spielt die Branchiostegalmembran eine große Rolle, indem sie sich bei der Expiration vor den Ausgang der Kiemenhöhle legt und so den Rückstrom des Wassers verhindert. Das Öffnen und Schließen des Branchiostegalapparates wird durch mehrere Muskeln bewirkt, welche die Radii branchiostegi in Bewegung versetzen. Das Maul wird bei der Expiration nie vollständig geschlossen, aber durch zwei am Ober- und Unterkiefer in der Richtung von vorn nach hinten angebrachte membranöse Klappen für den Rückstrom des Wassers gesperrt. *Baglioni* teilt die Knochenfische nach dem Atemtypus in vier Gruppen ein. Zur ersten Gruppe gehören die Barsche (*Perciden*), Meerbrassen (*Spariden*), Adlerfische (*Sciaeniden*), Bandfische (*Cepoliden*), Lippfische (*Labriden*) und andere Fische, die ihre Atmung vorwiegend durch Bewegungen ihres Kiemendeckels bewerkstelligen, wobei die Branchiostegalbewegungen mehr zurücktreten. Den zweiten Atemtypus, bei dem die Bewegungen des Branchiostegalapparates mehr in den Vordergrund treten, repräsentieren die Meerbarben (*Mulliden*), Kaulköpfe (*Cottiden*), Knurrhähne (*Trigliden*), Grundeln (*Gobiiden*), Schleimfische (*Blenniiden*), Dorscharten (*Gadiden*) und Plattfische (*Pleuronektiden*). Beim dritten Typus spielen die Branchiostegalbewegungen bei weitem die wichtigste Rolle. Es sind dies die Drachenköpfe (*Skorpaeniden*), Petermännchen (*Trachiniden*), Armflosser (*Pedikulaten*), insgesamt Bodenfische. Den vierten Atemtypus stellen nach *Baglioni* Formen dar, denen ein wahrer Branchiostegalapparat fehlt;



zu ihnen gehören die Meernadeln und Seepferdchen (Syngnathiden) und die Hornfische (Sklerodermen). Auch die Haifische (Selachier) werden bezüglich ihres Atmungsmodus in drei Gruppen eingeteilt. So spielen bei der ersten Gruppe, den Katzenhaien (Scylliiden) und Marderhaien (Mustelliden), die Spritzlöcher neben der Mundöffnung nur eine ganz nebensächliche Rolle. Eine zweite Gruppe bilden die Meerengel (Squatiniden), bei denen der Mund gar keine Atembewegungen ausführt und das Atemwasser mittels einer Erweiterung der Kiemenhöhle durch die offengehaltenen Mund- und Spritzlochöffnungen eintritt. Der Austritt des Atemwassers erfolgt wie bei der vorigen Gruppe durch die äußeren Kiemenöffnungen, zum Teil auch durch die vordere Maulöffnung. Die dritte Gruppe bilden die Rochen (Rajiden). Bei diesen Fischen tritt das Atemwasser ausschließlich durch das dorsal gelegene Spritzloch ein und wird durch die bauchständigen Kiemenspalten ausgestoßen. Eigentümliche Verhältnisse weisen auch die Neunaugen (Cyclostomen) auf. Während bei ihren Larven (Ammocoetes) die Atmung wie bei den Knochenfischen vor sich geht, ist dies bei den parasitisch lebenden ausgewachsenen Formen unmöglich. Hier tritt unter Erweiterung und Verengung des Kiemenkorbes das Atemwasser durch die Kiemenspalten ein und aus.

Der Atemmechanismus ist für das Leben des Fisches von eminenter Bedeutung. Je stärker die Körperbewegung, desto stärker das Atembedürfnis; dagegen genügt bei ruhigem „Schweben“ im Wasser ein leichtes Fächeln seitens des Kiemendeckels bei geschlossenem Maule. Die Ansprüche für den Sauerstoffgehalt im Wasser sind bei den einzelnen Fischen verschiedene. Das höchste Sauerstoffbedürfnis haben die Salmoniden; sie leben nur in sauerstoffreichem Wasser, dessen Sauerstoffgehalt 7—8 ccm im Liter beträgt. Die Cyprinoiden (Weißfische) stellen dagegen viel geringere Anforderungen (4—5 ccm Sauerstoff pro Liter).

Auch die verschiedene Empfindlichkeit gegen Sauerstoffmangel kommt bei diesen Fischfamilien deutlich zum Ausdruck. Während die Edelfische schon bei einem Gehalt von 1,5 ccm Sauerstoff ersticken, konnte Winterstein bei Weißfischen den Nachweis führen, daß bei diesen erst eine Herabsetzung des Sauerstoffgehaltes auf 0,5—0,4 ccm Asphyxie und Tod herbeiführt. Am wenigsten anspruchsvoll sind jene Fische, welche nebst der Wasseratmung auch zur Luftatmung greifen können. Diese Erscheinung tritt schon bei einigen Cyprinoiden, wie dem Karpfen, auf und stellt hier eine „Notatmung“ dar. Bei verschiedenen Gelegenheiten, wie Abfischung von Teichen, Halten der Karpfen in engen Behältern, wie Bottichen (s. Fig. 26), kann man beobachten, wie diese Fische scharenweise an die Wasseroberfläche kommen und hier unter hörbarem Geräusche Luft schnappen. Natürlich kann es sich hier um keine direkte Luftatmung handeln; die aufgenommene Luft wird vielmehr mit dem Atemwasser vermengt, wodurch dessen

Sauerstoffgehalt etwas erhöht wird; die überschüssige Luft wird schließlich meistens wieder durch das Maul abgegeben. An der Luft gehen die meisten Fische in kürzerer oder längerer Zeit an den Erscheinungen der Erstickung zugrunde, weil die respiratorischen Falten entfeuchtet und durch Schleim fest verklebt werden. Sind dagegen, wie z. B. beim Aal, die Kiemen durch eine geräumige Kiemenhöhle und enge Kiemenspalte vor dem schnellen Austrocknen geschützt, dann kann der Fisch viele Stunden außerhalb des Wassers aushalten (s. S. 97). Die Fähigkeit einer direkten Luftatmung kommt wenigen Fischen zu; es sind dies zwei Schmerlenarten, der Schlammpeizger (*Cobitis fossilis* L.) und der Steinbeißer (*Cobitis taenia* L.), ferner einige südamerikanische Panzerwelse der Gattungen *Hypostomus*, *Callichthys* und *Doras*, außerdem in vollendeter Weise die Labyrinthfische und Lurchfische (*Dipneusten*). Während ältere Autoren, wie v. Siebold,

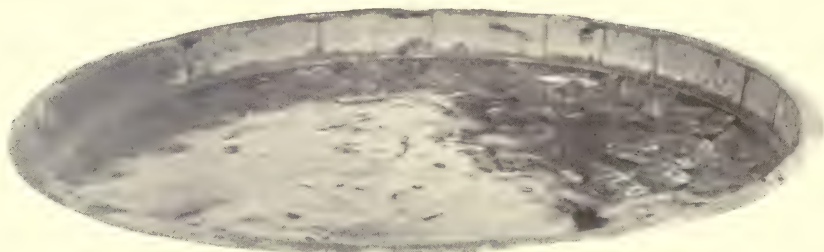


Fig. 26. Karpfen an der Wasseroberfläche eines Bottichs „Luft schnappend“.  
Nach einer Momentaufnahme des Verfassers.

der Meinung waren, daß alle Cobitiden (Schmerlen) sich „an ihren natürlichen Aufenthaltsorten nur dann der Darmatmung bedienen, wenn sich in ihrer Umgebung das Wasser verloren hat und sie genötigt werden, sich in Schlamm und Moder zu vergraben“, haben B a b a k und D e d e k nachgewiesen, daß der Schlammpeizger (*Cobitis fossilis* L.) trotz normaler Temperatur von 15° C die Darmatmung schon in Tätigkeit setzt, selbst wenn das Wasser gut durchlüftet ist. Es wurden bei dieser Temperatur fünf Darmventilationen in der Stunde beobachtet, bei 25° C neunzehn innerhalb zweier Stunden. Hatte der Fisch viel Luft aufgenommen, so konnte die Kiemendeckelbewegung bis sieben Minuten lang eingestellt werden. Im ausgekochten und filtrierten Leitungswasser von 25° und höher stieg der Fisch 27mal in der Stunde an die Oberfläche, um gewöhnlich mehrere Male hintereinander Luft einzuschlucken und abzugeben. Ähnlich wie in diesen Versuchen macht es der Fisch im Freien; er kommt öfters an die Wasseroberfläche, um Luft zu schnappen. Diese wird verschluckt, durch den Darmtraktus hindurchgetrieben und zum After wieder ausgestoßen, nachdem sie dem Darne etwa die Hälfte ihres Sauerstoffes abgegeben (s. Fig. 27). Wie Untersuchungen C a l u g a r e a n u s zeigen, besitzt der



mittlere und hintere Darmabschnitt ein reiches Netz von Blutkapillaren, die bis dicht an das Epithel reichen, so daß hier den Lungen der höheren Wirbeltiere vergleichbar ähnliche Verhältnisse auftreten. Der Mitteldarm wird zum Atemdarm; doch ist er nicht imstande, dem Fische die Kiemen



Fig. 27: Schlammpeizger (*Cobitis fossilis* L.). Das obere Exemplar schnappt Luft und läßt zugleich Luftblasen durch seinen After entweichen. (Nach Hesse.)

zu ersetzen, da die Ausscheidung von Kohlensäure nur durch letztere vor sich gehen kann. Es muß daher die Darmatmung stets Hand in Hand mit der Kiemenatmung gehen. In weit größerem Maße wird diese von den Labyrinthfischen entbehrt. Wie bereits oben ausgeführt, benutzen diese Fische zur Luftatmung das Labyrinthorgan, was durch sorgfältige Untersuchungen Henningers nachgewiesen wurde. Dieselben wurden unter

normalen Verhältnissen, Ausschluß der Luft- oder Kiemenatmung, Ausschluß beider Atmungsweisen und verschiedenen Temperaturen ausgeführt. Unter normalen Bedingungen konnte der Beobachter konstatieren, daß bei Makropoden der Mund zur Atmung gar nicht bewegt wurde und die Atembewegungen von der Kiemenhaut ausgeführt wurden. Dabei stiegen die Fische in Intervallen von drei Minuten (Anabas alle 18 Minuten, Trichogaster in 110 Minuten) an die Oberfläche, um Luft zu schnappen. Wurde das Aufsteigen durch ein einige Zentimeter unter der Oberfläche des Wassers eingespanntes Netz verhindert, dann ging der Makropode nach vergeblichen Versuchen, durch das Netz hindurchzudringen, in 7 Stunden 42 Minuten nach Beginn des Versuches zugrunde (Trichogaster nach 112 Stunden). Beweist nun dieser Versuch die Unentbehrlichkeit direkter Luftatmung, so zeigt der folgende, daß Luftatmung allein ein längeres Aushalten auch unter sehr ungünstigen Bedingungen ermöglicht. So blieb in einem trockenen Porzellangefäß *Macropodus*  $5\frac{3}{4}$  Stunden, *Trichogaster* 6 Stunden am Leben, während ein zur Kontrolle miteingesetzter Weißfisch schon nach einer halben Stunde tot war. Wurde der Boden des Versuchsgefäßes mit angefeuchteten Pflanzen bedeckt, so wurde die Lebensdauer verlängert; es ging der Makropode nach 27 Stunden, *Trichogaster* nach 10 Stunden zugrunde. Endlich wurden die Versuchsfische in ausgekochtes Wasser gebracht. Hier zeigte der Makropode noch nach 30 Stunden keinerlei Symptome von Mißbehagen, während der Kontrollfisch (*Alburnus lucidus* Heck.) nach 50 Minuten starb. Weitere Versuche wurden mit verschieden hohen Temperaturen angestellt und ergaben das Resultat, daß mit wachsender Temperatur die Lebensdauer der Labyrinthfische abnahm, indem das Sauerstoffbedürfnis proportional der Temperatur stieg. Die Versuche lassen an der respiratorischen Funktion des Labyrinthorganes, sowie an der Wichtigkeit direkter Luftatmung für diese Fische keinen Zweifel. Dem entspricht auch die freie Lebensweise der Labyrinthfische. Die meisten sind ausgesprochene Schlammfische, einige können das Austrocknen des Gewässers und das Leben am Lande durch längere Zeit ertragen (s. S. 85).

Die vollendetste Luftatmung finden wir bei den Lurchfischen (*Dipneusten*). Bei diesen Fischen, die ja bekanntermaßen den Übergang zu den Amphibien vermitteln, ist die Schwimmblase neben den Kiemen zum Atmungsorgane geworden (s. S. 63) und ermöglicht selbst ein monatelanges Verweilen außer Wasser (s. S. 85).

### 8. Das Gefäßsystem.

Das Vehikel der Atmung bei den Fischen ist das Blut, welches von einem mechanischen Druck- und Pumpwerke, dem Herzen, in dem gesamten Körper umhergetrieben wird. Das Herz liegt weit vorn hinter dem Kopfe und dem Kiemenapparat, ist von einem durchsichtigen Herzbeutel um-



schlossen, dessen Innenraum bei den Haifischen (Selachiern) und Stören mit der Peritonealhöhle durch einen sekundär entstandenen Kanal kommuniziert, und besteht aus mehreren Teilen. Der hinterste Teil ist der Venensinus (Sinus venosus), welcher bei den meisten Fischen von der Vorkammer (Atrium) durch zwei Klappen abgetrennt ist. Die Vorkammer liegt an der Rückenseite der stark muskulösen Herzkammer (Ventriculus). Letztere hat meist die Gestalt einer dreiseitigen Pyramide und ist von der Vorkammer ebenfalls durch zwei Taschenklappen getrennt. Bei den Haien, Schmelzschuppen und Lurchfischen schließt sich an die Herzkammer ein besonderer Herzabschnitt mit mehreren Klappen, der sogenannte Conus arteriosus, an, welcher bei den Neunaugen etwas verkümmert, bei den Knochenfischen rückgebildet ist. Bei letzteren beginnt die aufsteigende Aorta (Aorta ascendens = Truncus arteriosus) mit einer zwiebelartigen Verdickung, dem Bulbus arteriosus. Die von der Aorta abgehenden Kiemenarterien entsprechen ihrer Zahl nach den Kiemenbogen und leiten das venöse Blut in die Kiemenblätter, woselbst es, wie schon früher besprochen wurde, arteriell wird. Die aus dem Kapillarnetz austretenden Gefäße (Epibranchialarterien) vereinigen sich über dem Schlund zur großen Körperschlagader (Aorta descendens), die unter der Wirbelsäule bis zum Schwanzende verläuft und alle Organe mit Blut versorgt. Zur Rückführung des venösen Blutes zum Herzen ist nur in wenigen Fällen ein medianes Bauchgefäß, eine Subintestinalvene wie beim Lanzettfisch (Amphioxus) vorhanden. Bei den meisten Fischen besteht vielmehr das Venensystem aus zwei vorderen Jugularvenen und zwei hinteren Kardinalvenen, die sich jederseits zu einem Querkanal, dem Cuvierschen Gang, vereinigen und mit diesen in den Venensinus (s. oben) einmünden. Letzterer nimmt auch das Blut aus der Leber auf und führt das gesamte aus dem Körper stammende venöse Blut in die Vorkammer des Herzens.

Das Fischherz enthält im Gegensatz zu dem der höheren Wirbeltiere stets venöses Blut. Nur bei den Lurchfischen machen sich die Anfänge einer Unterscheidung zwischen venösem und arteriellem Herzblute geltend. Die Herzvorkammer dieser Fische wird nämlich durch eine Scheidewand in einen rechten und linken Teil geteilt; trotzdem diese Teilung keine vollständige ist, sind doch Vorrichtungen getroffen, die eine Vermischung beider Blutarten hintanhaltend. Auch der Sinus venosus ist in zwei Teile, einen rechten und einen linken geteilt. Durch die rechte Öffnung tritt in den rechten Vorhofsteil das ganze venöse Blut ein, während durch die linke das arterielle Blut aus den Lungen (Schwimmblase) in die linke Vorhofskammer gebracht wird. Obgleich nun, wie erwähnt, die den Vorhof teilende Scheidewand keine vollständige ist, bleiben jedoch beide Vorhofsabschnitte dadurch getrennt, daß der obere Rand derselben bei der Kontraktion des Herzens an die Herzwand gedrückt wird, wodurch eine Vermischung des

venösen mit dem arteriellen Blute verhindert wird. Diese Trennung erhält sich noch zum Teile (bei *Protopterus*) sogar im *Conus arteriosus*, so daß tatsächlich dem Kopfe durch seine Gefäße (*Carotiden*) rein arterielles Blut zugeführt wird.

Da bei den Fischen das Herz nur einen einmaligen (venösen) Blutdurchtritt erfährt, so kann man es mit der rechten Herzhälfte der warmblütigen Tiere vergleichen. Die Arbeit, die es zu vollbringen hat, ist keine sehr große. Die Hauptenergie wird für das Durchtreiben des Blutes durch die Kiemenkapillaren verbraucht, während die Bewegung des Blutes in der Körperaorta ohne jeden Druck geschieht und direkt als ein „Fließen“ bezeichnet werden kann. Die Rückbeförderung des Blutes zum Herzen geschieht durch Saugwirkung, welche durch die rhythmischen Kontraktionen der Herzkammer hervorgerufen wird. Das Herz funktioniert also als Druck- und Saugpumpe zugleich. Die Kontraktionen des Herzens wiederholen sich bei Friedfischen 18—30mal in der Minute, bei Raubfischen und schnellen Schwimmern öfters. Sie nehmen bei Erwärmung des Wassers zu (bei 24° C bis 124 Kontraktionen beobachtet), zur kalten Jahreszeit aber, besonders bei Fischen mit Winterschlaf (s. S. 84) erheblich ab und werden auf die Zahl 1 pro Minute reduziert.

Die Größe des Fischherzens ist im Vergleich zum gesamten Körpergewicht eine geringe. „Am kleinsten ist das Herz bei einigen aalartigen Meerfischen, die, mit dem Rumpf im Sande eingewühlt, auf leichte Beute lauern: bei *Ophisurus* beträgt das Herzgewicht nur 0,15 ‰, bei *Sphagebranchus* 0,28 ‰ des Körpergewichts. Andere lauernde Grundfische von größerer Kraft haben ein bedeutenderes Herzgewicht, so der Himmelsgucker (*Uranoscopus*) 0,52 ‰, das Petermännchen (*Trachinus*) 0,62 ‰. Die meisten freischwimmenden Friedfische des Meeres haben ein Herzgewicht, das zwischen 0,6 und 0,8 ‰ schwankt. Die kräftigen Schwimmer und gewaltigen Räuber aber aus der Verwandtschaft der Makrelen, denen auch noch dazu die Schwimmblase fehlt, besitzen bedeutend größere Herzen: bei *Trachurus* wiegt es 1,56 ‰, beim unechten Bonite (*Pelamys sarda* C. V.) sogar 2,12 ‰“ (Hesse).

Wir haben hier ein treffendes Beispiel, wie sich die Größe des Herzens der Lebensweise der Fische genau angepaßt hat; Friedfische mit geringen Schwimmleistungen zeigen ein kleines Herzgewicht, Raubfische und gute Schwimmer ein bedeutend höheres.

Das Blut der Fische ist mit Ausnahme desjenigen des Lanzettfischchens (*Amphioxus*) und der Aallarve (*Leptocephalus*) rot gefärbt. Die Rotfärbung beruht auf der Färbung der roten Blutkörperchen mit Hämoglobin; sind sie mit Sauerstoff angereichert, dann haben sie eine hochrote Farbe (arterielles Blut), während Kohlensäuregehalt sie blaurot färbt (venöses Blut). Die Gestalt der Blutkörperchen ist eine ovale, nur die Neunaugen (*Cyclostomen*)



besitzen runde Scheiben. Die Größe ist am bedeutendsten bei den Haien (Selachiern), während sie bei Knochenfischen (Teleostiern) eine geringere ist. So besitzen, wie Hesse angibt, die Blutkörperchen beim:

	$\mu$		$\mu$
Zitterrochen (Torpedo marmorata R.) . .	$27 \times 20$	Aal (Anquilla) . . .	$15 \times 12$
Rochen (Torpedo sp.) .	$25 \times 14$	Barbe (Barbus) . . .	$14,6 \times 4,8$
Neunauge (Petromyzon)	$15 \times 15$	Seezunge (Solea) . .	$12 \times 9$

wobei der große und der kleine Durchmesser in  $\mu = \frac{1}{1000}$  mm ausgedrückt ist. Was die Zahl der Blutkörperchen betrifft, so sind in 1 cmm enthalten beim:

	Millionen		Millionen
Zitterrochen . . . . .	0,14	Seezunge . . . . .	2,00
Rochen . . . . .	0,23	Bachforelle <sup>1)</sup> . . . . .	1,40
Neunauge . . . . .	0,13	Karpfen <sup>1)</sup> . . . . .	1,88
Aal . . . . .	1,10	Schleie <sup>1)</sup> . . . . .	1,68
Barbe . . . . .	1,28		

Aus den beiden Verzeichnissen geht hervor, daß mit der Größenzunahme der Blutkörperchen ihre absolute Zahl abnimmt. Die größten Blutkörperchen besitzen die Rochen, die kleinsten die Knochenfische, dafür ist die Anzahl bei letzteren eine bedeutende. Neben roten Blutkörperchen besitzen die Fische auch weiße, jedoch in weit geringerer Zahl; sie nehmen keine feste Gestalt an, sondern verändern sich amöboidförmig. Die gesamte Blutmenge, welche der Fischkörper enthält, ist verhältnismäßig gering und beträgt etwa  $\frac{1}{63}$  des gesamten Körpergewichtes.

Als wechselwarme (poikilotherme) Tiere besitzen die Fische ein Blut, dessen Temperatur sich in der Regel jener des umgebenden Wassers anpaßt. Simpson, der über die Körpertemperatur von Seefischen Untersuchungen anstellte, fand nur sehr geringe Unterschiede zwischen Körper- und Wassertemperatur. Bei kleinen Fischen waren sie fast Null; aber auch bei großen, wie Dorsch (*Gadus morrhua* L.) und Leng (*Molva vulgaris*) betrug der Unterschied höchstens ein Grad. Ähnliche Resultate erzielte Fibich bei Süßwasserfischen (Karpfen und Forellen); er konstatierte, daß sowohl Muskulararbeit wie Stoffwechsel eine Temperatursteigerung bis zu einem Grade zur Folge haben kann. Bei raschen und andauernden Schwimmern, wie sie unter Meeresfischen nicht selten sind (Thunfisch, Makrele usw.), kann infolge der starken Muskelbewegungen ein Plus von Wärme erzeugt werden, was ein erhebliches Ansteigen der Körpertemperatur bewirkt. So wurde bei frischgefangenen

<sup>1)</sup> Nach Hoffmeyer.

Thunfischen die Innentemperatur um etwa  $10^{\circ}$  höher als die Temperatur des Wassers gefunden. Temperatursteigerungen konnte ferner Fibich an erkrankten Fischen (Karpfen mit Rotseuche, erkälteten Schleien, Forellen mit Furunkulose) feststellen, die nicht selten  $+2^{\circ}$  erreichten, so daß man berechtigt ist, von Fiebererscheinungen bei Krankheiten der Fische sprechen zu können. —

Im Anschlusse an das Blutgefäßsystem sei hier in kurzem dasjenige der Lymphgefäße erwähnt. Dieselben sind mit allen Teilen des Körpers durch zarte Zweige in Verbindung und sammeln sich zu Hauptgefäßen, die in die Venen einmünden. Dabei können einzelne Bezirke kontraktile und zu sogenannten Lymphherzen werden. Ein solches besitzt z. B. der Aal in der Schwanzgegend. Die Lymphe ist insofern von großer Wichtigkeit, als sie zur Ernährung und Bildung der Blutkörperchen dient. Die Lymphgefäße selbst werden neuerdings als gasleitende Elemente angesehen, welche die Aufgabe haben, nicht nur das Labyrinth, sondern auch alle Kopforgane mit Sauerstoff von der Schwimmblase aus zu versorgen (P o p t a).

## 9. Die Schwimmblase.

Die Schwimmblase der Fische ist eine Ausstülpung des Vorderdarmes, die mit dem Schlunde entweder zeitlebens in Verbindung bleibt (Physostomen) oder vollständig abgeschlossen wird (Physoclisten), indem der embryonal angelegte Verbindungsgang (Luftgang oder Ductus pneumaticus) rückgebildet wird. Die Schwimmblase liegt meistens an der dorsalen Seite unmittelbar unterhalb der Niere und der Wirbelsäule. Sie ist fast stets ein unpaarer, selten paarig mit Luft gefüllter Sack, und besteht aus zwei straffen Schichten: einer äußeren derben, die Bindegewebe, eine Anzahl von elastischen Fasern und glatte Muskeln enthält, und einer inneren epithelialen Schicht, welche öfters stark lichtbrechende Kristalle (Guanin) führt. Auch können Verknöcherungen ihrer Wände vorkommen (wie beim Schlammpeitzger, *Cobitis fossilis* L.). Die innere Auskleidung der Schwimmblase enthält Besonderheiten. Man unterscheidet bei vielen Fischen zunächst bestimmte Zellenkomplexe, die durch ein kompliziertes Wundernetz von Blutgefäßen umgeben sind und gasausscheidende Drüsen vorstellen, die den Namen rote Körper führen. In ähnlicher Weise findet sich bei vielen Fischen (Physoclisten) das sogenannte Oval, das sich ebenfalls durch reiche Blutgefäßversorgung auszeichnet und, wie wir unten sehen werden, der Gasresorption dient. Die Blutgefäße des Ovals können durch einen Schließmuskel (Sphinkter) verschlossen werden.

Die Schwimmblase kommt nicht allen Fischen zu. Sie fehlt vor allem den großen Gruppen der Haie (Selachier) und Rundmäuler (Cyclostomen), ferner einer größeren Anzahl von Knochenfischen (Teleostiern): Makrelen



(Scombriden), den Plattfischen (Pleuronektiden), sowie anderen Grundfischen, wie dem Himmelsgucker (*Uranoscopus*), Schleimfischen (Blenniiden), dem Petermännchen (*Trachinus*), den Drachenköpfen (*Scorpaeniden*) und dem Koppen (*Cottus gobio* L.). Auch bei vielen Tiefseefischen wird die Schwimmblase rudimentär oder fehlt vollständig. Zu letzteren gehören manche Leuchtfische (wie Skopeliden), welche trotz Mangel der Schwimmblase nachts an die Oberfläche kommen. Wohl besitzen die Plattfische (Pleuronektiden) in ihrer Jugend eine ausgebildete Schwimmblase; sobald die Fische aber von der pelagischen zur benthonischen Lebensweise übergehen und zu dauernden Grundfischen werden, schwinden die Schwimmblasen vollständig.

Äußere Form und Gestalt der Schwimmblase variiert außerordentlich. Sie stellt entweder einen länglichen einfachen Sack dar (Salmoniden), kann aber in zwei oder drei Abteilungen zerfallen. Bei den Karpfen (Cypriniden) und Salmlern (Characiniden) erscheint sie durch eine quere Einschnürung in einen vorderen und hinteren Abschnitt geteilt, die miteinander durch eine enge Öffnung kommunizieren. Bei manchen Welsen (Siluriden) ist sie vorn mit symmetrischen Ausstülpungen versehen, bei den Aderfischen (Sciaeniden) besitzt sie oft bis fünfzig Ausstülpungen, die untereinander in Verbindung stehen. Schließlich kann die hintere Abteilung vollkommen schwinden und nur ein Rudiment der vorderen Kammer übrig bleiben, wie dies bei den Schmerlen (Cobitiden) zutrifft.

Die Zusammensetzung der Schwimmblasengase (Kohlensäure, Stickstoff und Sauerstoff) ist von jener der atmosphärischen Luft verschieden, das Gasgemenge kann also nicht, wie Thilo annimmt, aus dieser aufgenommen werden. Bei Oberflächenfischen erreicht der Stickstoffgehalt bis 83 %, jener der Kohlensäure etwa 2 %, während der Rest von 15 % auf den Sauerstoff fällt. Bei Tiefseefischen kann hingegen der Sauerstoffgehalt bis auf 70 % steigen.

Welche Aufgaben hat die Schwimmblase zu erfüllen? Sie kann eine mehrfache Funktion haben. In erster Linie ist sie ein hydrostatischer Apparat und ermöglicht es dem Fische, in jeder Wassertiefe das spezifische Gewicht seiner Umgebung anzunehmen. Ferner kann sie als Atmungsorgan dienen und damit zur Lunge werden, wie dies insbesondere bei den Lurhfischen (Dipneusten) schön zu sehen ist; drittens steht sie bei einigen Fischen (Östariophysen) mit dem Gehörorgan in Korrelation; schließlich wird sie zur Hervorbringung von Tönen verwendet.

Als Gasbehälter mit elastischen Wänden unterliegt die Schwimmblase den physikalischen Gesetzen des Überdruckes und der Druckverminderung mit damit verbundener Volumvergrößerung, entsprechend der auf dem Fischkörper lastenden Wassersäule. In größeren Tiefen nimmt daher die Schwimmblase ein geringeres Volumen ein, dehnt sich aber um so mehr

aus, je näher der Fisch an die Oberfläche kommt. Die Volumschwankungen werden in erster Linie passiv durch den äußeren Druck hervorgerufen, wobei die Schwimmblase durch passive Vermehrung oder Verminderung ihres Volums Änderungen im spezifischen Gewicht ermöglicht. Daneben ist sie imstande, in gewissen Grenzen ihr Volumen aktiv durch Resorption oder Sekretion der Gase, besonders des Sauerstoffs, zu verändern. Sie bedient sich dabei als Mittel der Muskeln ihrer Wand, die bei manchen Fischen eine stärkere Ausbildung erlangen. Die Cypriniden (Karpfen) besitzen Längsstreifen querverlaufender glatter Muskelzellen, andere Fische, wie Hecht, Barsch usw., haben einen Komplex von glatten Muskeln, bei einigen Seefischen, wie Knurrhahn (*Trigla*) und Heringskönig (*Regalecus*) enthält die Blasenwand scharf begrenzte Platten quergestreifter Muskulatur. Durch Kontraktion derselben vermag der Fisch einer Volumvergrößerung seiner Blase entgegenzusteuern. Dabei wird die Resorption der Gase bei jenen Fischen, die keinen Luftgang (*Ductus pneumaticus*) besitzen, durch das bereits erwähnte „Oval“ vollzogen, indem die Gase, insbesondere der Sauerstoff, durch Diffusion in das Blut übertreten. Bei Fischen mit Schwimmblasengang (*Physostomen*) wird hingegen der Luftüberschuß durch den Schlund und das Maul nach außen befördert. Die Ausscheidung der Gase, besonders des Sauerstoffs, geschieht wahrscheinlich von dem „roten Körper“ aus mit seinem als Gasdrüse differenzierten Epithel, doch ist über diesen Vorgang noch nichts Genaues bekannt. Steigt der Fisch aus tieferen Regionen allmählich in höhere, so wird diese Niveauveränderung ohne weiteres in der Schwimmblase ausgeglichen; anders verhält es sich jedoch, wenn der Fisch aus größeren Tiefen plötzlich in seichtere Schichten oder an die Oberfläche emporgerissen wird (bei Netzfängen usw.). In diesem Falle ist der Fisch außerstande, die gewaltige Druckschwankung auf aktivem Wege auszugleichen, es tritt vielmehr infolge der großen Ausdehnung der Gase eine gewaltsame Zerstörung der Schwimmblase ein, ja es kann selbst die Bauchwand zersprengt werden. Man nennt diese Erscheinung die „Trommelsucht“. Sie wird bei Tiefseefischen, wie z. B. beim Kilch des Bodensees (*Coregonus hiemalis* Jur.), häufig beobachtet.

Neben der rein statischen Funktion kann die Schwimmblase auch eine Orientierung des Körpers im Wasser bewirken. Dies gilt insbesondere für jene Fische (Cypriniden), deren Blase in eine vordere und hintere Abteilung geteilt ist. Je nach der mehr dorsalen oder ventralen Lage der Blase wird der Schwerpunkt tiefer oder höher verschoben, wodurch eine Hebung resp. Senkung des Vorderendes hervorgerufen wird. Dieser Vorgang beruht nach Guyenot entgegen der jetzigen Annahme keineswegs auf aktiver Verschiebung des Luftgehaltes in den beiden Blasenabschnitten, sondern auf der größeren Elastizität des vorderen Abschnittes und der so bewirkten stärkeren passiven Ausdehnung aus Anlaß der Bewegungen in vertikaler Richtung.



Die zweite Aufgabe, welche der Schwimmblase zufällt, ist eine respiratorische. So ist bei manchen Fischen erwiesen, daß im Fall unterbrochener Sauerstoffzufuhr durch die Kiemen, z. B. beim Transport außerhalb des Wassers (z. B. Karpfen), für einen gewissen Zeitraum vikariierende Atmung aus dem Inhalt der Schwimmblase eintreten kann. Der Sauerstoff wird verbraucht und die Blase derart entleert, daß ihre Wände schlaff werden. Wird ein derartiger Fisch rechtzeitig wieder in sauerstoffreiches Wasser gebracht, so erholt er sich vollständig und füllt die Schwimmblase mit nunmehr durch die Kiemen aufgenommenem Sauerstoff wieder prall an (S p e n g e l).

Die respiratorische Tätigkeit kann mit der hydrostatischen Hand in Hand gehen oder die vorherrschende werden. Ersteres ist bei einem Knochenfisch aus der Familie der Salmier (Characiniden), *Erythrinus*, der Fall, dessen vorderer Schwimmblasenabschnitt den üblichen Bau des Luftsackes, dessen hinterer einen zellulären, lungenähnlichen aufweist. Ähnliche Verhältnisse finden sich beim Knochenhecht (*Lepidosteus*) und Hundsfisch (*Amia*); bei diesen Fischen erscheint die Schwimmblase alveolär gebaut und befähigt, beide Funktionen, hydrostatische und respiratorische, auszuführen.

Die höchste Vervollkommenung einer respiratorischen Funktion findet sich bei den Lurchfischen (Dipnoern). Beim australischen Djelleh (*Ceratodus*) stellt die dorsal gelegene Schwimmblase zwei Reihen von Kammern mit alveolären Wänden vor, beim afrikanischen Schlammfisch (*Protopterus*) und südamerikanischen Schuppenmolch (*Lepidosiren*) sind die Schwimmblasen lungenpaarige, langgestreckte Säcke, welche zwar keine Kammerung, aber alveoläre Schichtung aufweisen. Der gemeinsame Luftgang ist ein häutiger Bronchus, welcher bei seiner Mündung einen Muskelschließapparat besitzt und damit einen Kehlkopf (*Larynx*) bildet. Dadurch erklärt sich auch, daß *Protopterus*, aus dem Schlafe erwachend, der Vokalstimme ähnliche Laute hervorstößt. Die Lurchfische sind bekanntlich imstande, in vollkommen ausgetrockneten Gewässern zu leben und dann ausschließlich Luft zu atmen (s. S. 23).

Über die Beziehung der Schwimmblase zum Gehörorgane war schon auf S. 40 ausführlich die Rede. Es sei nur hier kurz erwähnt, daß die Wirksamkeit des Druckapparates derart zustande kommt, daß z. B. bei Verringerung des Wasserdruckes zuerst eine Vergrößerung des Schwimmblasenvolumens eintritt, welche durch Vermittlung des W e b e r s c h e n Organes eine Verringerung des Druckes im Sacculus auslöst, die wiederum ihrerseits durch nervöse Vermittlung eine Muskelentspannung bewirkt, wodurch ein größeres Körpervolumen erzielt wird (W e g e n e r). Auch bei Fischen ohne W e b e r s c h e s Organ, wie Heringen (*Clupeiden*), stellen sich Schwimmblasenvolumen, Wasserdruck und Muskeltonus aufeinander ein, indem infolge der Lage des Labyrinthes zum Rachen der Wasserdruck sich direkt auf das innere Ohr fortpflanzt.

Die Beteiligung der Schwimmblase bei den Lautäußerungen vieler Fische, indem sie als Resonator der durch starke Kontraktion gewisser Muskelgruppen hervorgerufenen Geräusche dient, habe ich ebenfalls schon früher besprochen (S. 40).

Zum Schlusse möchte ich noch der eigenartigen Schwimmblase einiger Haftkiefen (Plectognathen) gedenken. Einige derselben, wie *Monacanthus*, *Triacanthus*, besitzen überhaupt keine Schwimmblase, sondern benutzen als hydrostatisches Äquivalent ihren Magen, den sie mit Luft anfüllen und aufblasen; in ähnlicher Weise vollführen es der Igelfisch (*Diodon*), Koffenfisch (*Ostracion*) und Kugelfisch (*Tetrodon*). Letzterer benutzt dazu eine ventrale sackförmige Ausstülpung seines Schlundes, die er in Zeiträumen von je etwa vierzig Minuten mit atmosphärischer Luft derart anfüllt, daß der Körper kugelförmig aufgeblasen erscheint und ballonartig auf der Wasseroberfläche treibt. Man sieht in dieser Eigenschaft auch ein Abschreckmittel dieses Fisches gegen feindlichen Angriff, doch ist es sicher, daß der aufgenommene Luftvorrat auch zum Atmen verwendet wird (Darmatmung).

## 10. Die Exkretionsorgane.

Die Nieren der Fische sind von mannigfacher Gestalt und Größe. Die einfachsten Verhältnisse finden wir beim Lanzettfisch (*Amphioxus*); die Niere besteht hier aus Harnkanälchen, die in der ganzen Kiemenregion branchiomer angeordnet sind, mit mehreren trichterförmigen Enden in der Leibeshöhle beginnen und in den Peribranchialraum ausmünden. Die Nieren der Rundmäuler (*Cyclostomen*) sind paarige Gebilde, welche in Gestalt von zwei verlängerten Körpern an der dorsalen Seite der Leibeshöhle liegen; aus ihnen entspringen zwei Harnleiter, die an einer besonderen Papille (Urogenitalpapille) hinter der Aftermündung nach außen münden. Bei den Neunaugen ist die Niere vornehmlich im hinteren Abschnitte des Rumpfes ausgebildet, im vorderen rudimentär. Die Harnorgane der Haie (*Selachier*) sind gleichfalls paarige Nieren, an welchen sich zuweilen noch die Wimpertrichter erhalten. Sie münden mit dem Darm in eine Kloake.

Eine solche besitzen auch die Lurhfische. Bei den übrigen Fischen (*Ganoiden* und *Teleostier*) stellen die Nieren zwei lappige Organe von rötlicher oder schwarzer Farbe vor, die unter dem Bauchfell hinziehen und der Wirbelsäule oft derart hart anliegen, daß sie in die Vertiefungen der Wirbelkörper hineingedrückt erscheinen. Sie erstrecken sich vom Kopf- bis zum Schwanzende, bilden bei den Fischen mit eingeschnürter Schwimmblase an der Einschnürungsstelle stärkere Verdickungen, bei *Salmoniden* besonders in der Schlundgegend einen eigenen Kopfnierenteil, welcher den Raum zwischen Schlund und Hinterhaupt vollständig ausfüllt. Auf der inneren Seite der Nieren verlaufen die Harnleiter, die sich in einen gemeinsamen



Gang vereinigen und meistens eine Harnblase bilden, deren Ausführungsgang stets hinter dem After entweder gemeinsam mit der Geschlechtsöffnung oder auf einer besonderen Papille (P. urogenitalis) hinter der Geschlechtsöffnung nach außen mündet. Die Niere besitzt ein Pfortadersystem, indem ihre zuführenden Gefäße von Ästen der Schwanzvene (Vena caudalis) gebildet werden. Während die Kopfniere der Teleostier zumeist Lymphgewebe enthält und mit der Blutbildung in enger Beziehung steht, dient sie sonst zur Ausscheidung des Harns, welcher bei Fischen nur in geringer Quantität absorbiert wird.

## 11. Die Fortpflanzungsorgane.

Die Fortpflanzungsorgane (Hoden und Ovarien) der Fische, welche ihrer Entstehung nach wie bei den übrigen Wirbeltieren mit den Exkretionsorganen in enger Beziehung stehen, sind in den meisten Fällen zwei paarige, rechts und links vom Darm unter der Schwimmblase verlaufende Säcke, die vermittels besonderer Bänder des Bauchfells in der Bauchhöhle aufgehängt erscheinen. Eine Ausnahme bilden sogleich die Neunaugen (Cyclostomen), welche ein unpaares bandförmiges Geschlechtsorgan besitzen, das mit einem Gekröse an der Dorsalwand des Körpers direkt über dem Darm aufgehängt ist. Auch hat dasselbe keinen eigenen Ausführungsgang; die Geschlechtsprodukte gelangen vielmehr direkt in die Leibeshöhle und von hier durch einen hinter dem After gelegenen Porus genitalis nach außen. Bei den Haien (Selachiern) kommen in der Regel paarige Geschlechtsdrüsen mit paarigen Ausführungsgängen, die gemeinsam oder getrennt in die Kloake einmünden, zur Entwicklung. In seltenen Fällen (bei den Rochen der Familie Trygonidae und Myliobatidae) wird nur der linke Eierstock ausgebildet. Der hintere Abschnitt des Selachiereileiters (Ovidukt) erfährt eine Erweiterung, in welcher sich bei den lebendig gebärenden Haifischen der Embryo entwickelt und die als „Uterus“ bezeichnet wird. Bei den übrigen Fischen, Schmelzschuppen (Ganoiden), Lurchfischen (Dipnoern) und Knochenfischen (Teleostiern) sind die Fortpflanzungsorgane stark entwickelt.

Im einfachsten Falle gelangen die Eier nach Zerreißung der Ovarialwand in die Leibeshöhle und von hier durch einen hinter dem After befindlichen Genitalporus nach außen, Verhältnisse, wie sie bei den Edelfischen (Salmoniden), Aalen (Muräniden), Hechtlingen (Galaxiiden) u. a. anzutreffen sind. Bei den Lurchfischen (Dipnoern) und den meisten Schmelzschuppen (Ganoiden) dienen, wie bei den Haien, zur Ausführung der Eier zwei kurze Eileiter, die mit je einem offenen Trichter in die Leibeshöhle und mit dem anderen Ende samt dem Harnleiter nach außen münden. Die Eierstöcke der anderen Teleostier sind geschlossene Säcke mit eigenen Ausführungsgängen,

die als unmittelbare Fortsetzung der Genitaldrüsen erscheinen und nach gegenseitiger Verschmelzung hinter dem After ausmünden. Häufig verschmelzen beide Eierstöcke zu einem einzigen Körper, doch bleiben ihre Höhlen durch eine Scheidewand getrennt (*Ammodytes*, *Anableps*); manchmal erscheint jedoch die Verschmelzung eine vollständige, wie z. B. beim Barsch (*Perca*), Schlangenfisch (*Ophidium*), bei der Aalmutter (*Zoarces*) u. a. Die Hoden sind paarige Drüsen, deren Ausführungsgänge bei den Haien, Stören und Lurchfischen Teile der Urniere darstellen, während sonst eigene Samenleiter (*Vasa deferentia*) als direkte Fortsetzungen der Hoden fungieren.

Hoden und Eierstöcke sind zur Laichreife von gewaltiger Größe; besonders letztere können so bedeutend entwickelt sein, daß sie 25—30 % des gesamten Körpergewichts betragen. Während beim Hering (*Clupea harengus* L.) und der Sprotte (*Clupea sprattus* L.) die Drüsen beider Geschlechter gleich groß sind, macht beim Lachs (*Trutta salar* L.) der Eierstock 24 %, der Hoden nur 3,3 % des Körpergewichts aus; bei einem Paar Regenbogenforellen (*Trutta irridea* W. Gibb.) fand Hesse den Eierstock 6,7 %, den Hoden 1,6 % des Körpergewichtes und beim Stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.) den Eierstock 25,6 %, den Hoden 0,57 %.

Die Fische sind im allgemeinen geschlechtlich getrennt, d. h. man unterscheidet Weibchen (Rogner ♀) oder Männchen (Milchner ♂). In einigen Fällen scheinen jedoch einige Arten fast immer hermaphrodit (Zwitter) zu sein. Dazu gehören Vertreter der beiden Familien der Barsche (Percidae) und Brassen (Sargidae). Es sind dies: der Schriftbarsch (*Serranus scriba* C.), die Goldbrasse (*Chrysophrys aurata* L.), der Goldstriemen (*Box salpa* Lin.), die Geißbrasse (*Sargus annularis* Lin.), die Rotbrasse (*Pagellus erythrinus* Cuv.), die Marmorbrasse (*Pagellus mormyrus* Cuv.). Neben dem ständigen Hermaphroditismus tritt ein solcher bei verschiedensten Fischen nur gelegentlich auf; er wurde beobachtet beim Dorsch (*Gadus morrhua* L.), der Makrele (*Scomber scomber* Lin.), dem Hering (*Clupea harengus* L.), der Rutte (*Lota vulgaris* Cuv.), der Forelle (*Trutta fario* L.), dem Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) u. a.

Endlich unterscheidet man bei Fischen noch eine dritte Art von Zwitterigkeit. Dieselbe kommt den Schleimaalen (*Myxinoiden*) zu und besteht darin, daß bei jungen Fischen der hintere Abschnitt der unpaaren Gonade als Hoden funktioniert, während der vordere Teil der Keimdrüse sich dem Wesen nach als Ovar erweist, als solches aber erst später funktioniert. Da die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane in verschiedenen Altersstadien in der Weise in Funktion treten, daß mit dem Erreichen des Reifezustandes des Ovarialanteiles der Hodenabschnitt der Genitaldrüse zu funktionieren aufhört, so liegt hier ein Fall von zeitlich verschiedenem Hermaphroditismus (Proterandrie) vor. Bei den Knochenfischen besteht



der Hermaphroditismus darin, daß in der Wand des Ovars ein abgegrenzter Hoden mit einem selbständigen Ausführgang eingelagert ist, so bei *Serranus* und *Chrysophrys*. Bei ersterem soll sogar Selbstbefruchtung stattfinden (*C o r i*).

Die Mehrzahl der Fische legt Eier. Dieselben entwickeln sich in den häutigen Querwänden des Eierstockes, sind anfangs mikroskopisch klein und bestehen aus Dottersubstanz, Keimbläschen mit Keimfleck und einer zarten Dotterhaut (*Membrana vitellina*). Mit zunehmender Größe umgeben sie sich mit einer zweiten derben Hülle (*Zona radiata*), welche von einer großen Anzahl von Poren durchsetzt ist, die eine Wasseraufnahme gestatten. Die Membran enthält außerdem an einem Punkte eine Öffnung (*Micropyle*), durch welche der Samenfaden bei der Befruchtung in das Eiinnere gelangt. Außer dieser Membran werden in einigen Fällen dem Ei auf seinem Wege nach außen noch weitere Hüllen beigegeben, die ihren Ursprung der drüsigen Wandung der Eileiter verdanken. Solche tertiäre Hüllen sind z. B. die klebrige, im Wasser quellende Gallertschicht mancher Fische (*Cypriniden* u. a.), sowie die Hornschale der Schleimaal- und Haifischeier. Auch das Eiweiß der letzteren entspricht einer tertiären Hülle. Die Fischeier gehören den sogenannten telolecithalen, polar differenzierten Eiern an, d. h. der Bildungsdotter (*Vitellus formativus*) wird auf Kosten des Nahrungsdotters (*Vitellus nutritivus*) stark zurückgedrängt. Dadurch wird der Schwerpunkt stets nach unten verlegt. Die schwerere Kugelhälfte, welche man gewöhnlich wegen ihres größeren Gehaltes an Dottereinschlüssen die *vegetative* nennt, wird stets nach abwärts, die leichtere Hälfte, welche auch die *animale* heißt, nach oben gekehrt. Letztere enthält zu diesem Zwecke meist einzelne Öltröpfchen oder auch einen größeren Öltropfen, um den mehrere kleine Tröpfchen gelagert sein können.

Die Gestalt der Eier ist in den meisten Fällen die einer Kugel; in einigen Fällen, wie z. B. bei den Rochen, Haien, sind die Eier langgestreckt und mit Fäden zur Befestigung an Wasserpflanzen versehen. Die Farbe der Eier ist weiß, grau, braun, gelb und orangerot. Der Farbstoff der Eier ist eine Art von Lipochrom und findet sich gelöst im Öl des Dotters vor. Ob der Kalkgehalt eines Gewässers auf die Ausbildung des roten Farbstoffes, wie dies vielfach angenommen wird (Kalkreichtum — orangerote Farbe, Kalkarmut — blaßgelbe Farbe) einen Einfluß hat, darüber müssen Untersuchungen entscheiden.

In der Größe differieren die Eier sehr, doch steht dieselbe für jede Fischart fest. Nachstehendes Verzeichnis gibt eine Übersicht der Eigroßen bei den häufigsten Süßwasser- und Seefischen.

## Süßwasserfische (nach Hofer):

	im Durchschnitt		im Durchschnitt
Lachs ( <i>Trutta salar</i> L.) . . . . .	5,5—6,0 mm	Barsch ( <i>Perca fluvia-</i> tilis L.) . . . . .	2,0—2,5 mm
Forelle ( <i>Trutta fario</i> L.) . . . . .	4,0—5,5 „	Kaulkopf ( <i>Cottus go-</i> bio L.) . . . . .	2,0 „
Äsche ( <i>Thymallus</i> vulgaris N.) . . . .	3,2—4,0 „	Gründling ( <i>Gobio flu-</i> viatilis Cuv.) . . . .	2,0 „
Maräne ( <i>Coregonus</i> maraena Bl.) . . . .	3,2—3,8 „	Stichling ( <i>Gastero-</i> steus aculeatus L.) . .	1,2 „
Blaufelchen ( <i>Corego-</i> nusWartmanni Bl.) . .	2,2 „	Zander ( <i>Lucioperca</i> sandra Cuv.) . . . .	1,0—1,5 „
Wels ( <i>Silurus glanis</i> L.) . . . . .	3,0 „	Rutte ( <i>Lota vulgaris</i> Cuv.) . . . . .	1,0 „
Hecht ( <i>Esox lucius</i> L.) . . . . .	2,5—3,0 „	Kaulbarsch ( <i>Acerina</i> cernua L.) . . . . .	0,8—1,0 „

## Seefische (nach Ehrenbaum):

	im Durchschnitt		im Durchschnitt
Grauer Knurrhahn ( <i>Trigla gurnardus</i> L.) . . . . .	1,1—1,6 mm	Seezunge ( <i>Solea vul-</i> garis Qu.) . . . . .	0,9—1,5 mm
Zwergpetermännchen ( <i>Trachinus vipera</i> C. V.) . . . . .	1,0—1,2 „	Bastardmakrele ( <i>Ca-</i> ranx trachurus Lacep.) . . . . .	0,9 „
Makrele ( <i>Scomber</i> scomber L.) . . . .	1,0—1,3 „	Streifenbarbe ( <i>Mul-</i> lus surmuletus L.) . .	0,8 „
Petermännchen ( <i>Tra-</i> chinus draco L.) . . .	0,9—1,1 „	Sardelle ( <i>Engraulis</i> encrassicholus L.) . .	0,7—1,2 „
Steinbutt ( <i>Rhombus</i> maximus L.) . . . .	0,9—1,1 „	Glattbutt ( <i>Rhombus</i> laevis R.) . . . . .	0,1—0,2 „
Wittling ( <i>Gadus mer-</i> langus L.) . . . . .	0,9—1,3 „	Aal ( <i>Anquilla vul-</i> garis L.) . . . . .	0,1 „

Vergleicht man beide Tabellen miteinander, so ergibt sich, daß die Seefischeier bedeutend kleiner als jene der Süßwasserfische sind. Eine äußere Unterscheidung der marinen Eier verschiedener Fischarten ist wegen der gleichen Größen oft unmöglich; es muß die Zahl der Ölkugeln, Pigmentierung des Embryos usw. oft zu Hilfe genommen werden. Über das spezifische Gewicht einiger Seefischeier hat Franz Untersuchungen angestellt. Als relativ leicht von Gewicht wurden die Eier von der Seequappe (*Motella*)



und dem Klippenbarsch (*Ctenolabrus rupestris* L.) befunden, ziemlich leicht auch die Eier von der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.). Dagegen sind die Eier von der Kliesche (*Pleuronectes limanda* L.), dem Leierfisch (*Callionymus lyra* L.) und der Seeszunge (*Solea*) relativ schwer, namentlich in den älteren Stadien. Alle übrigen Arten stehen mehr intermediär. Mit zunehmender Entwicklung werden alle Eier schwerer, da die relative Dottersubstanz des Eies allmählich verbraucht und durch in das Ei hineindiffundierendes Seewasser ersetzt wird. Mit der Größe der Eier steht ihre Zahl in umgekehrtem Verhältnis; je kleiner die Eier, um so mehr werden produziert.

Die Eizahl steht ferner in innigem Zusammenhange mit den Lebensverhältnissen des betreffenden Fisches. Je günstiger die Aussichten für das Aufkommen der Brut, desto geringer die Zahl der Eier. Das gleiche trifft zu, je größer das Ei ist, d. h. je mehr Dottervorrat dasselbe in sich aufgespeichert hat. Daher die Erscheinung, daß z. B. die Edelfische (Salmoniden) bedeutend weniger Eier als die Weißfische (Cyprinoiden) produzieren. Nachstehende Tabelle (nach Hofer) gibt die ungefähre Zahl der Eier einiger Süßwasserfische an:

	pro Pfund des Körpergewichts
Lachs ( <i>Trutta salar</i> L.) . . . .	500—900 Eier
Forelle ( <i>Trutta fario</i> L.) . . . .	500—1000 „
Äsche ( <i>Thymallus vulgaris</i> N.) .	4000 „
Karpfen ( <i>Cyprinus carpio</i> L.) . .	100 000 <sup>1)</sup> „
Schleie ( <i>Tinea vulgaris</i> Cuv.) . .	300 000 „
Rutte ( <i>Lota vulgaris</i> Cuv.) . . .	500 000 „

Die meisten Eier produzieren wohl die Störarten (Acipenseriden), deren Weibchen wohl mehrere Millionen Eier legen (Kaviar!). Auch die häufigsten Nutzfische des Meeres bringen eine ungeheure Zahl von Eiern hervor. So schwankt z. B. bei der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.) die Eizahl zwischen 9000—520 000 (Franz); beim Dorsch (*Gadus morrhua* L.) wird die Eizahl auf mehrere Millionen geschätzt. Zu jenen Fischen, die am wenigsten Eier produzieren, gehört der Stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.); er legt jährlich 80—100 Stück Eier in ein Nest, das vom Männchen sorgsam behütet wird (s. S.113). Da in diesem Falle die Brutpflege das Aufkommen der meisten Eier sichert, ist die Zahl derselben stark reduziert.

Wie die Eier, so stellen auch die in den Hoden zur Entwicklung kommenden Samenfäden oder Spermatozoen einzelne Zellen vor. Man kann, wie bei den Samenfäden der höheren Wirbeltiere, auch hier drei Teile unterscheiden: den Kopf, das Mittelstück und den Schwanz. Dabei ist die

<sup>1)</sup> Nach Staff 200 000 Eier.

Formenmannigfaltigkeit eine große. Die reifen Samenfäden haben meist die Gestalt einer Stecknadel, ein rundes Köpfchen mit feinem, fadenförmigem Schwanze. Zuweilen kann aber das Köpfchen stäbchenförmig oder pfropfenzieherartig ausgezogen sein (s. Fig. 28). Sie sind sehr klein und

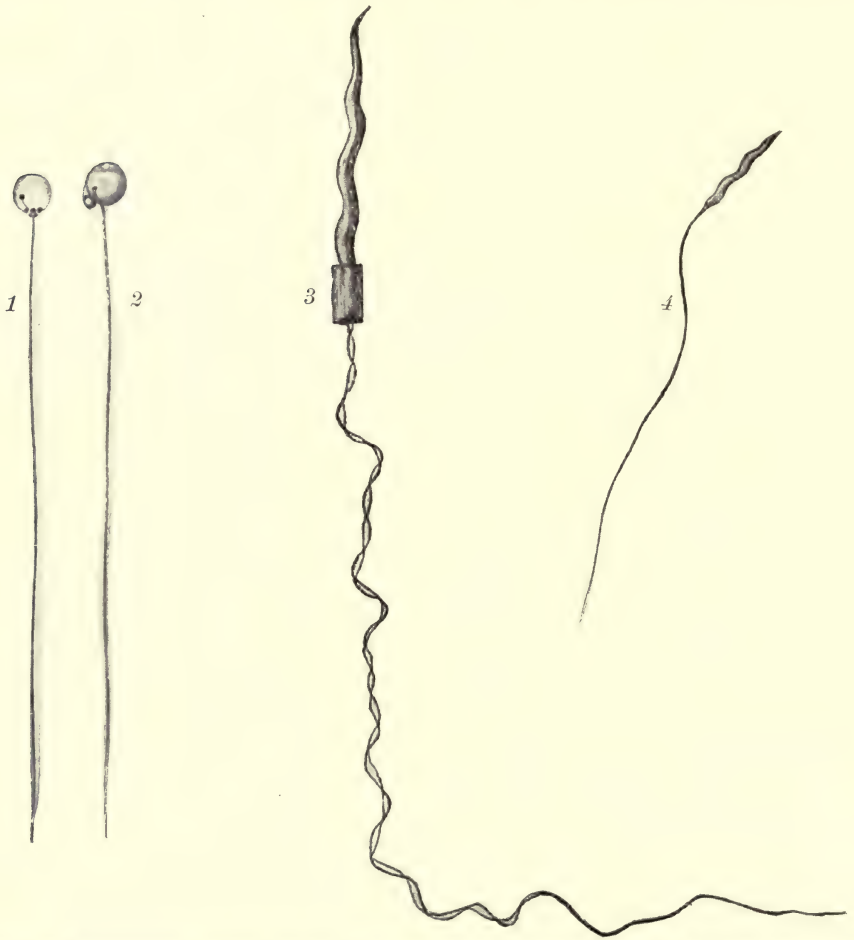


Fig. 28. Spermatozoen einiger Fische: 1 Hecht (*Esox*), 2 Barsch (*Perca*), 3 Nagelrochen (*Raja clavata*), 4 Zitterrochen (*Raja marmorata*).  
(1 und 2 nach Retzius; 3 und 4 nach Thesing.)

betragen z. B. beim Barsch (*Perca*)  $\frac{2}{100}$  mm, beim Lachs (*Trutta salar* L.) nur  $\frac{6}{100}$  mm an Länge. Die Zahl, in der sie produziert werden, übertrifft jene der Eier um sehr Bedeutendes, doch fehlen darüber exakte Aufzeichnungen.

Die Samenfäden sind im Samenleiter vollständig unbeweglich, erst mit dem Momente einer Berührung mit Wasser geraten sie in stark schlängelnde Bewegung, vermittels welcher sie nach vorwärts getrieben werden und in



das Innere des Eies gelangen. Die Lebensfähigkeit der Spermatozoen ist eine begrenzte; sie dauert bei Fischen, die in schnellfließendem Wasser laichen, nur kurze Zeit, bei jenen, die das Laichgeschäft in ruhigem oder stehendem Wasser vollführen, längere Zeit. So gehen die Samenfäden zugrunde bei:

Bachforelle ( <i>Trutta fario</i> L.) . . . . .	nach etwa 23 Sekunden,
Regenbogenforelle ( <i>Trutta iridea</i> W. Gibb.) . . . . .	„ „ 40 „
Lachs ( <i>Trutta salar</i> L.) . . . . .	„ „ 45 „
Huchen ( <i>Salmo hucho</i> L.) . . . . .	„ „ 45 „
Barbe ( <i>Barbus fluviatilis</i> Ag.) . . . . .	„ „ 120 „
Hecht ( <i>Esox lucius</i> L.) . . . . .	„ „ 3—4 Minuten,
Karpfen ( <i>Cyprinus carpio</i> L.) . . . . .	„ „ 5 „

Diese Erscheinung ist für den praktischen Züchter von größter Wichtigkeit und muß bei der künstlichen Befruchtung entsprechend berücksichtigt werden.

Ist die Mehrzahl der Fische eierlegend, so bringen eine Anzahl derselben lebende Junge zur Welt, sie sind lebendiggebärend. Die Embryonen entwickeln sich im Eileiter, welcher sich während ihres Wachstums sehr stark erweitert und zum „Uterus“ wird. Für gewöhnlich steht nun der Dottersack der Embryonen in keiner wesentlichen Verbindung mit diesem, nur bei zwei Haiarten, *Carcharias* und *Mustelus laevis* L., kommt es zur Bildung einer Placenta uterina, indem die Gefäßwände des Dottersackes Falten bilden, welche in jene der Haut des Uterus hineinpassen. Die Dottersackplacenta dient zur Ernährung des Haiembryos. Für die anderen lebendgebärenden Fische, zu denen einige Haie, wie *Acanthias*, *Rhina squatina*

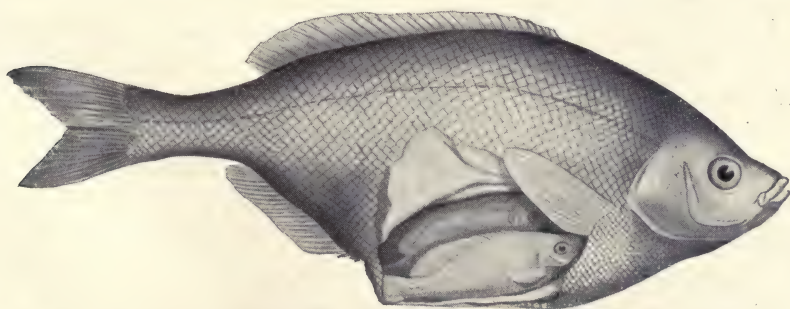


Fig. 29. *Ditrema Temminckii* Bleeker. Lebendig gebärender Knochenfisch. (Aus Doflein.)  
Embryonen im Inneren des Eileiters. (Natürliche Länge 18 cm.)

Dum. (Meerengel), Rochen wie *Myliobatis aquila* Bp. (Adlerroche), und einige Teleostier aus der Familie der Cyprinodonten (*Anableps*, *Poecilia*, *Glaridichthys* u. a.) sowie der Höhlenfisch (*Amblyopsis spelaeus* D.) und die

Aalmutter (*Zoarcus viviparus* Cuv.) gehören, bildet die Eileitererweiterung in der Hauptsache nur eine schützende Hülle (s. S. 118). Auch die den nordpazifischen Ozean bewohnenden Knochenfische der Familie der Embiotociden sind lebendgebärend (s. Fig. 29).

Bei den genannten Fischen findet die Befruchtung im mütterlichen Organismus statt. Damit im Zusammenhang steht die Entwicklung von Begattungsorganen, welche beim Kopulationsakt entweder in den Eileiter eingeführt werden oder zur Anklammerung der weiblichen Genitalpapille dienen. Bei den Selachiern (Haien) sind es die umgewandelten Bauchflossen, die sogenannten Pterygopodii, welche in die weibliche Kloakenöffnung eingeführt werden und hier das Sperma entleeren. An der Spitze des Begattungsorganes sind besondere Sinnesorgane, manchmal auch bewegliche Dornen vorhanden, die möglicherweise zum Reizen des Weibchens dienen. Unter den Knochenfischen besitzt nur der kleine lebendiggebärende Zahnkarpfen *Girardinus* einen echten, durch Veränderung der Afterflossen gebildeten Begattungsapparat, das sogenannte Gonopodium. Einige andere Vertreter der Familie der Zahnkarpfen (*Cyprinodontidae*) besitzen zwar ebenfalls ein Gonopodium, doch ist dasselbe an der Spitze mit einem Klammerapparat ausgestattet, mit welchem die Genitalpapille des Weibchens gefaßt wird. Der verknöcherte äußere Strahl der Afterflosse bildet eine nach unten offene Rinne, die als Leitungskanal für das Sperma dient. Zum Ansatz der Muskulatur des Apparates dienen modifizierte untere Bogen der vorderen Schwanzwirbel, welche an die Basis des Organes herantreten. Bei der Befruchtung wird der Kopulationsstachel nach vorne gelegt, in der Art, wie man ein geschlossenes Taschenmesser aufklappt, wodurch dann die sonst nach unten gerichtete Gleitschiene des Samens nach oben zu liegen kommt. Das Ejakulat enthält nicht einzelne Spermatozoen, sondern „Spermatozeugmen“, kleine ellipsoidische Pakete, deren jedes aus zahlreichen Spermatozoen besteht. Die Spermatozeugmen werden wie eine Schrotladung gegen die weibliche Genitalöffnung abgeschossen. Im Ovidukt des Weibchens lösen sie sich dann in Spermatozoen auf und befruchten selbst die hüllenlosen Eier (Philippi).

Ähnliche, indes weit primitivere Vorrichtungen, die zum Reizen bzw. Festhalten von Weibchen benutzt werden, kommen übrigens auch einigen eierlegenden Teleostiern zu. Bei manchen Groppen (*Cottidae*), Panzerwelsen (*Loricariidae*) und Schmerlen (*Cobitidae*) besitzen die Männchen an den Bauchflossen einen verdickten Randstrahl, mit Hilfe dessen ein dichtes Anschmiegen an das Weibchen oder dessen Festhalten unterstützt wird. Auch der verdickte erste Strahl der Bauchflossen bei der Schleie (*Tinca vulgaris* Cuv.) dient wahrscheinlich gleichem Zwecke.

Die Entwicklung der Eier setzt unmittelbar nach der Befruchtung ein, d. h. sobald sich Ei- und Spermakern vereinigt haben. Dann beginnt sich



das Ei in einzelne Zellen zu teilen, zu furchen. Diese Furchung ist je nach der Dotterverteilung bei den verschiedenen Fischeiern eine mannigfache; es können alle Übergänge von totaler zu diskoidaler Furchung vertreten sein. So findet sich bei den Neunaugen (Cyclostomen) eine ausgesprochen inäquale Teilung mit vollständiger Furchenbildung (s. Fig. 30). Bei den Störeiern (Acipenser) ist das Durchschneiden des vegetativen Poles schon schwieriger (B). Weit unvollständiger gestaltet sich die Furchung beim

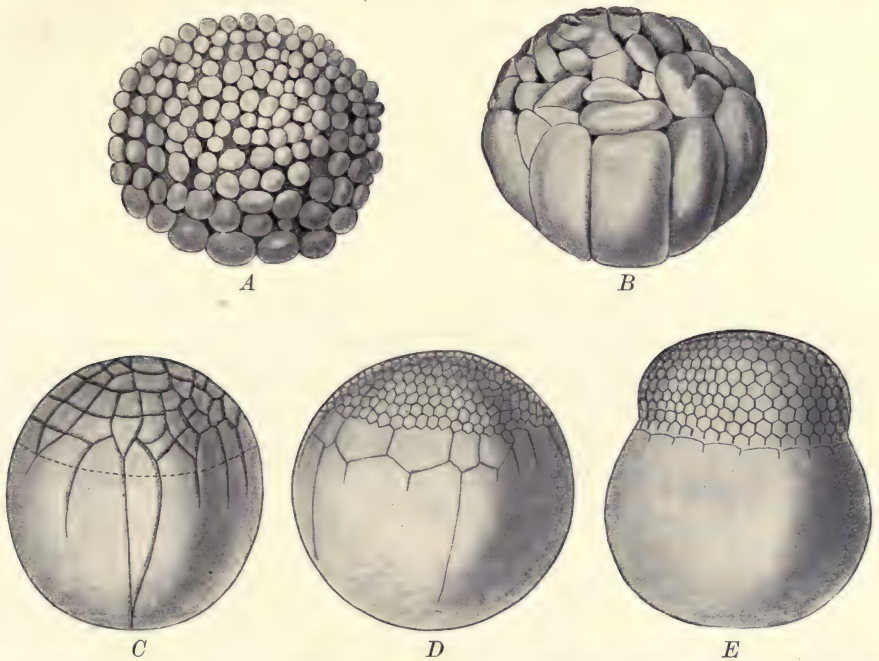


Fig. 30. Gefurchte Eier vom Neunauge (A), Stör (B), *Amia* (C), *Lepidosteus* (D) und einem Knochenfisch, *Crenilabrus* (E). Verschieden vergrößert. (Aus Hesse.)  
(Nach Kupffer, Salensky, Whitman und Eyclesheimer, Balfour und Parker, Kopsch.)

Schlammfisch (*Amia*, C) und ist bei Haien (Selachiern) und Knochenfischen (Teleostiern) nur auf den animalen Pol des Eies beschränkt (D und E). Auf die Furchung folgt die Keimblätterbildung (Gastrulation), und bald darauf macht sich die erste Anlage des späteren Fischchens in der Keimscheibe in Gestalt eines verlängerten Streifens (Rückenmark) bemerkbar. Es treten in rascher Aufeinanderfolge die schwarzen Augenpunkte, Urwirbel, Muskulatur und das pulsierende Herz auf. Die Bewegungen des Embryos in der Eischale werden immer lebhafter, bis dieselbe gesprengt wird und das junge Fischchen mit seinem Dottersack frei zutage tritt.

Die ganze Entwicklung im Ei bis zum Auskriechen des jungen Fisches (Inkubationsdauer) hängt von der Wassertemperatur ab. Genaueres darüber s. S. 119.

Zum Schlusse dieses Kapitels muß erwähnt werden, daß es auch sterile Fische gibt. Die Sterilität kann eine mehr temporäre oder dauernde sein, doch ist diese Frage noch vollständig ungelöst. Zu sterilen Fischen gehören die Schwebforelle (sterile Form der Seeforelle, *Trutta lacustris* L.) und die meisten Bastardformen der Fische (s. S. 134). Auch bei Karpfen und Äschen konnte gelegentlich Sterilität konstatiert werden. Dieselbe kann man desgleichen künstlich durch Kastration hervorrufen, was eine starke Fettzunahme bei diesen Individuen zur Folge hat.

---



## II. Die Fische in ihrer Abhängigkeit von den chemisch-physikalischen Bedingungen ihres Wohnraumes.

### A. Das Wasser als Lebenselement der Fische.

#### 1. Der Salzgehalt des Wassers.

Herrscher im Wasser ist der Fisch; alles, was dasselbe hervorbringt, ist ihm untertan! Es ist zudem das einzige Element, in dem der Fisch auf die Dauer zu leben vermag. Zu diesem Zwecke hat sich, wie schon aus dem ersten Teile hervorgeht, sein Gesamtorganismus in vortrefflicher Weise an das flüssige Element angepaßt. Die Vielseitigkeit der biologischen Beziehungen aber, in welchen der Fisch zum Wasser steht, veranlaßt uns, dieses auch in bezug auf seine chemisch-physikalischen Verhältnisse etwas näher zu prüfen.

Wir beginnen mit der chemischen Zusammensetzung des Wassers. Dasselbe treffen wir in der freien Natur niemals als „rein“ im Sinne des Chemikers vor (destilliertes Wasser); in dieser Eigenschaft würde es vielmehr für alle Lebewesen, also auch die Fische, ein schweres Gift bedeuten. Vielmehr enthält jedes Wasser, das einmal mit dem Boden in Berührung gekommen ist, eine größere oder geringere Menge von Salzen und Gasen in sich gelöst, welche auf das Leben der Fische von großer Bedeutung sind. Was zunächst den Salzgehalt betrifft, so ist gerade dieser einer jener Hauptfaktoren, nach dem wir zwischen Süß- und Meerwasser unterscheiden und die Fische in die großen Gruppen der Süß- und Meerwasserfische einteilen.

Wie wir gleich sehen werden, mit vollem Rechte; denn wir kennen nur sehr wenige Vertreter, welche beide Medien ohne Schaden und Gefahr für ihr Leben ertragen können.

Während das süße Wasser meistens reich an kohlensaurem und schwefelsaurem Kalk (hartes Wasser) ist, enthält es Kochsalz und kohlensaure Magnesia nur in Spuren (etwa 0,04 ‰). Der wichtigste Bestandteil ist jedenfalls der in ihm gelöste Kalk, den der Fisch indirekt auf dem Wege

der Nahrung (P l a n k t o n, Boden- und Uferfauna) aufnimmt und zum Aufbau seines Knochengerüsts verwendet. Im übrigen wechselt im Süßwasser der Gehalt an gelösten Substanzen außerordentlich. Er hängt von der Natur der Gesteine ab, über welche das Wasser strömt; aus dolomitischen Bergen entspringende Gewässer führen viel kohlensaure, aus Talgfelsen sickende viel schwefelsaure Magnesia, aus Gipsbergen entspringende viel schwefelsauren Kalk mit sich. Auch der jahreszeitliche Gehalt an gelösten organischen Substanzen ist großen Schwankungen unterworfen. Diese rühren her sowohl von der Menge der bei Überschwemmungen herbeigeführten „Verunreinigungen“, als auch von der abgestorbenen Flora und von den verendeten niederen Wassertieren. „Im allgemeinen wird sich der Sommer durch eine größere Lösungsfähigkeit für feste Substanzen, der Winter durch eine solche für Gase auszeichnen“ (S t e u e r). Der Gehalt an organischen Substanzen zeichnet das Süßwasser vor dem Meerwasser aus. Er gereicht jenem in den meisten Fällen zum Segen, da auf dem Wege der Selbstreinigung die tote in lebende Substanz umgesetzt wird und wir in dem Fische das letzte Glied in diesem feinen Prozesse der Natur erkennen. Je mehr organische Stoffe das Süßwasser enthält (bei entsprechendem Sauerstoffgehalt), desto „nahrhafter“ ist es für Fische. Daher die Erscheinung, daß gerade die sogenannten Dorfteiche, in welche die Jauche der umliegenden Gehöfte strömt, zu den besten Karpfenteichen gerechnet werden müssen. Wie überall, so kann aber auch hier ein Zuviel das Gegenteil bewirken, d. h. ein Sterben eintreten, wenn das Wasser nicht mehr imstande ist, die organische Substanz zu verarbeiten und Schwefelwasserstoff als giftiges Gas auftritt. Solche Fälle gehören in der freien Natur zu großen Seltenheiten (Wasserblüte), werden aber oft künstlich herbeigeführt, wie das traurige Kapitel der Gewässerverunreinigungen täglich lehrt. Leider werden auch schon die Meeresküsten vielfach nicht verschont, wie dies S t e u e r für die Adria u. a. berichtet.

Im Gegensatz zum Süßwasser enthält das Meerwasser einen Salzgehalt von im Mittel 3,5 % und besteht zu 89 % aus Chlorverbindungen, welche hauptsächlich aus Chlornatrium, Chlormagnesium und schwefelsaurem Magnesium bestehen. Infolge des höheren Salzgehaltes besitzt das Meerwasser auch ein höheres spezifisches Gewicht, das zwischen 1,024 und 1,029 schwankt. Atlantik und Pazifik haben den größten Salzgehalt in den Passatregionen zu beiden Seiten des Äquators, weil hier die stärkste Verdunstung bei hoher Wärme stattfindet. Der Salzgehalt der Nordsee beträgt etwa 3,4 %, jener der westlichen Ostsee 2 %, Mittelmeer 3,5 %. Isolierte Becken, wie das Tote Meer, besitzen einen außerordentlich hohen Salzgehalt (21,7 %), der jedes organische Leben unmöglich macht.

Nach dem Salzgehalt können die Weltmeere in zwei Regionen unterschieden werden:



1. eine Region zwischen den Tropen mit überwiegender Verdunstung und schwererem, salzreicherem Wasser;
2. eine Region der Pole mit überwiegenden Niederschlägen und daher leichterem, salzärmerem Wasser.

Daraus ergeben sich einerseits salzärmere, kühle Strömungen von den Polen zum Äquator, anderseits salzreichere, wärmere Strömungen vom Äquator zu den Polen.

Was die Verteilung des Salzgehaltes in vertikaler Richtung betrifft, so nimmt dieser im allgemeinen nach der Tiefe zu, während das spezifisch leichtere Oberflächenwasser salzärmer ist.

Salzgehalt und spezifisches Gewicht spielen für das Vorkommen der planktonischen Eier vieler Ostseefische, wie Scholle (*Pleuronectes platessa* L.), Flunder (*Pleuronectes flesus* L.), Dorsch (*Gadus morrhua* L.) u. a. eine große Rolle. Die Eier finden sich im allgemeinen nur in stärker salzhaltigem Wasser und fehlen, wie Untersuchungen gezeigt haben, in Wasserschichten unter 10 ‰ Salzgehalt vollständig. Dementsprechend nimmt die Zahl der schwimmenden Fischeier von der salzreichen westlichen Ostsee nach der salzärmeren östlichen beständig ab; in dieser finden sich die Eier nur noch an wenigen tiefen Stellen in den dort angehäuften salzreichen Wasserschichten über dem Boden (S t e u e r).

Außer Süß- und Meerwasser unterscheidet man noch das Brackwasser. Es ist eine Mischung von Süß- und Salzwasser, etwa von  $\frac{1}{2}$  bis 1 ‰ Salzgehalt. Während an Stellen von stärkeren Strömungen die beiden Wasserqualitäten gut miteinander durchmischt sind, kann an ruhigen Mündungsgebieten eine Schichtung entstehen, indem das schwerere Meerwasser unter das leichtere Süßwasser zu liegen kommt. Gleichwie das Brackwasser unter den niederen Tieren eine Anzahl von Bewohnern aufzuweisen hat, beherbergt es auch unter den Fischen einige Vertreter. Zu ihnen gehören die Scholle (*Pleuronectes platessa* L.), Seezunge (*Solea vulgaris* Qu.), Rochen (*Rajiden*), der Branzin oder Wolfsbarsch (*Labrax lupus* Cuv.), die Goldbrasse (*Chrysophrys aurata* Lin.), Meeräsche (*Mugil cephalus* Cuv.) u. a. All diese Fische sind gegen den Wechsel von Süß- und Salzwasser nicht sehr empfindlich, sie sind euryhalin.

Dies führt uns zur Frage nach dem Einfluß des Salzgehaltes auf den Fischkörper. Experimente, wobei Süßwasserfische in Meerwasser von verschiedener Konzentration eingesetzt und umgekehrt Meerfische im Süßwasser gehalten wurden, führten zu einem negativen Ergebnis. Nur dem Stichling (*Gasterosteus*) kommt die Eigenschaft zu, unvermittelt und beliebig oft aus Süß- in Seewasser und umgekehrt versetzt zu werden, ohne daß dieser Fisch Schaden erleidet. Die größere oder geringere Empfindlichkeit aller anderen Fische beruht auf der Verschiedenheit des osmotischen Druckes ihres Blutes gegenüber dem äußeren Medium. Aus Versuchen, die

Sumner, Dakin, Neudörfer u. a. mittels der Beckmannschen Methode, d. h. durch Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigung anstellten, ergab sich, daß bei Knochenfischen (Teleostiern) des Süßwassers osmotischer Druck und Salzgehalt des Blutes bedeutend niedriger als bei solchen im Seewasser ist und ersterer bei den verschiedenen Arten von Knochenfischen großen Schwankungen unterliegt. Bei Übertragung von Seefischen in Süßwasser findet durch Endosmose auf dem Wege der Kiemen Eintritt von Wasser in die Gewebe statt, wodurch Lähmung und Tod des Fisches eintritt. Auch konnte umgekehrt der Austritt von Salzen aus den Geweben in das Wasser nachgewiesen werden.

In neuerer Zeit will Kammerer in der Temperaturerhöhung ein Mittel gefunden haben, die Fischkiemen für Salze impermeabel zu machen. Gewöhnt man Kaltwasserfische allmählich an höhere Temperaturen (18 bis 23° C), so soll es möglich sein, eine allmähliche Übertragung derselben ins Seewasser vorzunehmen.

In offensichtlichem Gegensatz zu obigen Ausführungen steht die Tatsache, daß die Wanderfische einen Wechsel der beiden Wassermedien gut ertragen. Wir unterscheiden bekanntlich solche Wanderfische, die aus dem Meere in die Flüsse aufsteigen (potamodrom), und solche, die umgekehrt aus den Flüssen in das Meer wandern (thalassodrom). Zu ersteren gehört der Lachs (*Trutta salar* L.), der Maifisch (*Alosa vulgaris* Cuv.), Stör (*Acipenser sturio* L.) u. a., während die Gruppe der letzteren vom Aal (*Anquilla vulgaris* L.) repräsentiert wird. Diese Fische müssen maximal euryhalin, d. h. gegen einen Wechsel des Salzgehaltes sehr unempfindlich sein. Sowohl ihre Hautdecke, wie das Epithel ihrer Kiemenblättchen muß nahezu impermeabel sein. Dabei ist zu bedenken, daß die Fische den Wechsel der beiden Wassermedien nicht plötzlich vollziehen, sondern längere Zeit im Brackwasser zubringen, wodurch eine Akklimatisation und damit ein allmählicher Ausgleich des osmotischen Blutdruckes und Salzgehaltes des Blutes stattfindet.

Der Salzgehalt des Wassers ist, wie wir gesehen haben, für das Wohl der Fische von großer Wichtigkeit und spielt für einige physiologische Lebensprozesse, wie Laichen, Wanderung usw., eine große Rolle. Hier sei beispielsweise kurz erwähnt, welch tiefgreifende Folgen nur geringe Unterschiede im Salzgehalt auf das Auftreten oder Ausbleiben des Herings (*Clupea harengus* L.) an der Küste Schwedens haben kann. Sein Auftreten an dieser ist gebunden an sogenanntes Bankwasser von 32 bis 33‰ Salzgehalt. Wird dieses von Westen her verdrängt durch atlantisches Wasser von 35‰, so bleibt der Hering aus und die Fischerei liegt darnieder (Weber).

Von anderen Salzen, die für das Meerwasser in Betracht kommen, sind noch die Magnesiumsalze, Kieselsäure und Jodsalze zu erwähnen, während schwefel- und kohlensaurer Kalk vollständig in den Hintergrund treten.



## 2. Der Gasgehalt des Wassers.

Neben den Salzen bildet der Gasgehalt des Wassers für das Fischleben einen sehr wichtigen Faktor. In erster Linie wohl der Sauerstoff, welcher dem vornehmsten Lebensprozesse, der Atmung, dient. Der Sauerstoffgehalt eines süßen Gewässers ist großen Schwankungen unterworfen. Er richtet sich, vom Luftdrucke abgesehen, wesentlich nach der Temperatur bzw. dem durch die letztere bedingten Lösungsvermögen des Wassers für Sauerstoffgas. So werden beispielsweise bei gleichbleibendem Drucke von 760 mm gelöst bei:

0° C . . . .	10,24 ccm pro Liter Wasser,
5° C . . . .	8,9    „    „    „    „
10° C . . . .	7,9    „    „    „    „
15° C . . . .	7,1    „    „    „    „
20° C . . . .	6,5    „    „    „    „
25° C . . . .	5,9    „    „    „    „
30° C . . . .	5,4    „    „    „    „

In stehenden Gewässern, Seen und Teichen ohne nennenswerten Zu- und Abfluß wird eine gewisse Menge des Sauerstoffs auf dem Wege der Diffusion gelöst. Dieser Prozeß geht im allgemeinen nur sehr langsam vor sich, wenn ihn nicht Niederschläge, Wellenschlag und vor allem die grüne Pflanze unterstützen würden. Letztere zerlegt bekanntlich unter dem Einfluß des Lichtes die im eigenen Lebensprozesse ausgeschiedene oder aus anderen Quellen an sie gelangte Kohlensäure, spaltet den Sauerstoff ab und gibt ihn in das umgebende Wasser ab. Wie weit dies gehen kann, lehren uns Versuche K n a u t h e s, die ergeben haben, daß die grünen Pflanzen infolge ihres massenhaften Auftretens den normalen Sauerstoffgehalt am Tage um ein vielfaches vermehren können. Wohl ist zu bemerken, daß diese Sauerstoffvermehrung nur bei massenhaftem Auftreten der Algen (Wasserblüte!) und bei Tage erfolgt, aber keineswegs in der lichtlosen Nacht, da zu dieser Zeit der Assimilationsprozeß vollständig ruht und die Respiration der Pflanzen, also ein Verbrauch an Sauerstoff, allein vor sich geht. Tatsächlich konnte zur Nachtzeit in stillen Gewässern, wie z. B. Dorfteichen, ein erheblicher Rückgang des Sauerstoffs nachgewiesen werden.

Ähnlich sind die Vorgänge, welche sich unter der Eiskecke (also Lichtabschluß!) in Fischteichen abspielen, die um so verderblicher wirken, je geringfügiger der Wasserdurchfluß unter dem Eise und je intensiver die Fäulnisprozesse in dem Schlamme vor sich gehen. Es kommt dann nicht selten zu dem von dem Fischzüchter mit Recht so gefürchteten „Aufstand“, welchem große Fischbestände zum Opfer fallen können.

Je lebhafter ein Wasser bewegt ist, desto mehr Luft wird absorbiert, deren Sauerstoff sich in dem Wasser löst. Daher die Erscheinung, daß schäumende Gebirgsbäche und Flüsse mit eingeschalteten Wasserwehren den höchsten Sauerstoffgehalt aufweisen. Dasselbe gilt von Seen mit entsprechenden Zuflüssen. Hier nimmt die Sauerstoffmenge, wie *Forel* für den Genfer See nachweisen konnte, bei entsprechender Tiefe zu, wohl zufolge der niederen Temperatur des Tiefenwassers, bei der die Löslichkeit für den Sauerstoff, wie oben gezeigt wurde, größer ist. Quellen sind bei ihrem Austritt in der Regel sehr sauerstoffarm und können für Fischzuchtzwecke nur nach entsprechend bewirkter Anreicherung mit Sauerstoff verwendet werden. Über das Sauerstoffbedürfnis der Süßwasserfische war schon auf S. 53 die Rede; hier sei nur noch kurz erwähnt, daß bei Temperaturerhöhung auch das Sauerstoffbedürfnis der Fische proportional steigt. So verbraucht z. B.:

		pro Kilogramm Körpergewicht und Tag (24 Std.)	
die Forelle	bei 10° C . . .	etwa	100 ccm Sauerstoff,
„	„ 15° C . . .	„	220 „
der Karpfen	„ 10° C . . .	„	10—20 „
„	„ 15° C . . .	„	70—80 „

Auch der jeweilige Ernährungszustand des Fisches ist für den Sauerstoffverbrauch maßgebend. Ist jener ein reichlicher, dann steigt auch das Sauerstoffbedürfnis (bei Salmoniden 7—8 ccm, bei Cypriniden 4—5 ccm), während im Hungerzustand derselbe weit geringer ist (Salmoniden 3—4 ccm, Karpfen 2 ccm). Für den praktischen Fischzüchter ist die Bestimmung des Sauerstoffgehaltes der Fischgewässer von großer Wichtigkeit. Es empfiehlt sich zu diesem Zwecke die *Hofer-Winkler*sche Methode (Erzeugung eines Braunsteinniederschlags durch Mischung von gleichen Mengen von Manganchlorür und jodhaltiger Kalilauge in der zu untersuchenden Wasserprobe, kolorimetrische Bestimmung des Sauerstoffgehaltes nach der *Hofer*schen Farbenskala [zu beziehen durch die Firma Wagner & Munz, München, Karlstraße], oder Titration mit Normalnatronlauge).

Was nun den Sauerstoff im Meerwasser betrifft, so zeigt sich auch hier, daß der Sauerstoffgehalt von der Temperatur abhängig ist insoferne, als derselbe in den warmen Meeren geringer ist als in den kalten. Nach übereinstimmenden Beobachtungen der Challenger- und Valdivia-Tiefseeexpeditionen nimmt der Sauerstoffgehalt (Oberfläche etwa 8 ccm) nach der Tiefe zu bis zu einem Minimum (4 ccm bei etwa 300 m) ab, um dann allmählich wieder anzusteigen (5,5 ccm bei 4000 m), ohne jedoch das Oberflächenminimum zu erreichen. Als „Sauerstoffspender“ kommen auch hier wieder die Algen, insbesondere die Diatomeen in Betracht, wenigstens so weit diese reichen (bis etwa 300 m Tiefe), während in der Tiefe das Ansteigen des



Sauerstoffgehaltes wohl durch die Vertikalströmungen hervorgerufen wird. Interessant gestalten sich die Verhältnisse im Schwarzen Meere, wo nach Untersuchungen von Lebedinzeff der Sauerstoffgehalt bereits bei 200 m auf Null herabsinkt und das Wasser von hier ab vollständig mit Schwefelwasserstoff vergiftet erscheint, weshalb in diesen Tiefen, abgesehen von anaeroben Bakterien, alles Leben erloschen ist. Damit sind auch die vergeblichen Versuche mit der Einsetzung von Aalen in der Donau und deren Vermehrung im Schwarzen Meere hinreichend erklärt.

In umgekehrter Weise wie der Gehalt an Sauerstoff nimmt jener an absorbierten Kohlensäure gegen die Tiefe zu. An der Oberfläche enthält das Liter Seewasser ungefähr 5 ccm gebundene Kohlensäure, worauf eine allmähliche Zunahme erfolgt, die bei etwa 3000 m Tiefe ungefähr 6 ccm erreicht.

Von größter Wichtigkeit für die Produktivität des Meerwassers ist sein Gehalt an Stickstoff und Stickstoffverbindungen; ohne auf diesen Gegenstand hier näher einzugehen, sei nur erwähnt, daß als Stickstoffproduzenten die sogenannten Salpeter- und Stickstoffbakterien in Betracht kommen. Stickstoffgehalt und Planktonproduktivität stehen miteinander in direktem Verhältnis; je höher der erstere, desto mehr Plankton ist vorhanden. Da nun die Fischfauna zum großen Teile von diesem abhängig ist, so baut sich auch ihre Existenz in letzter Linie auf dem Stickstoffgehalt des Wassers auf.

### 3. Die Temperatur des Wassers.

Neben Salz- und Gasgehalt hat auch die Temperatur des Wassers einen großen Einfluß auf alle Lebensfunktionen des Fisches. Erreichen doch, wie wir unten sehen werden, dieselben innerhalb einer gewissen Temperaturbreite ihre normale bis höchste Ausbildung, um nach Überschreitung derselben nach der einen oder anderen Seite zu ruhen oder ganz aufzuhören. Die süßen Gewässer unserer mittleren Breiten schwanken in ihren Temperaturen zwischen 0—35° C. Während des Sommers ist z. B. in unseren Seen die Temperatur an der Oberfläche am höchsten; sie nimmt mit der Tiefe ziemlich rasch ab, um schließlich die ungefähre Temperatur von 4° C zu erreichen. Bei dieser Temperatur erreicht das Wasser bekanntlich seine größte Dichtigkeit und spezifische Schwere. Forel hat die allmähliche Temperaturabnahme nach der Tiefe als „rechte Schichtung“ oder „direkte Stratifikation“ bezeichnet im Gegensatz zur „verkehrten Schichtung“, welche sich im Winter einstellt. Hier erreicht bekanntlich die Temperatur an der Oberfläche ihren niedersten Wert (Eisbildung), um dann nach unten zu wieder zuzunehmen, bis sie wiederum jene der größten Dichte erreicht hat (indirekte Stratifikation). Zweimal im Jahre, im Frühjahr und im Herbst, muß ein Zeitpunkt eintreten, zu welchem die Temperatur des ganzen

Sees von der Oberfläche bis zum Grund die gleiche Temperatur von etwa  $4^{\circ}\text{C}$  besitzt, worauf dann die Umdrehung der bisherigen Schichtung erfolgt. Dabei entstehen Konvektionsströmungen, welche man mit dem Namen Zirkulation belegt hat; man unterscheidet eine Frühlings- und eine Herbstzirkulation.

Die Abnahme der Temperatur nach der Tiefe zu erfolgt in vielen Seen in plötzlich großem Intervalle, welches *Richter* als Sprungschicht oder Thermokline bezeichnet hat. Die Lage derselben wechselt mit der Jahreszeit und variiert in der Gradzahl in den verschiedenen Seen. Die Sprungschicht wird als Grenzschiebt der Konvektionsströmungen gedeutet, welche durch die der täglichen Erwärmung folgende nächtliche Abkühlung hervorgerufen werden.

Nach *Forel* lassen sich die Seen bezüglich ihrer Temperaturen in folgender Weise unterscheiden:

1. *tropische* Seen, d. h. solche mit steter direkter Wärmeschichtung. Dieselben frieren im Winter nie zu und ihre Temperatur sinkt nicht unter  $4^{\circ}\text{C}$ ;

2. *polare* Seen, deren Wassermasse sich das ganze Jahr in verkehrter Schichtung befindet;

3. *temperierte* Seen oder Seen vom gemäßigten Typus, die abwechselnd direkte und indirekte Schichtung zeigen, deren Oberflächentemperatur ein Maximum von mehr als  $4^{\circ}$  und ein Minimum von weniger als  $4^{\circ}$  aufweist, deren Tiefentemperatur  $4^{\circ}$  beträgt. Ein derartig temperierter oder gemäßigter See befindet sich somit abwechselnd im Zustande eines polaren und eines tropischen Sees.

In letzte Gruppe lassen sich die meisten der zentraleuropäischen Seen einreihen.

Ähnliche Verhältnisse wie in den Seen finden wir in großen Teichen und tiefen Altwässern der Flüsse, während die Fließwässer selbst ziemlich monotone Verhältnisse aufweisen und nur den regelmäßigen jahreszeitlichen Temperaturschwankungen unterworfen sind. Dagegen herrschen in vielen Wasserbecken und Gebirgsbächen der Hochalpen auch im Sommer winterliche Verhältnisse, indem die Temperatur eine konstant niedrige ist.

Was nun die Temperaturverhältnisse im Meere betrifft, so gelten hier ähnliche Regeln wie im Süßwasser. Als Mitteltemperatur ergeben sich für den Atlantik  $20,7^{\circ}\text{C}$ , für den Pazifik  $20,3^{\circ}\text{C}$ , für den Indik  $23,8^{\circ}\text{C}$ . In den Polarmeeren schwankt die Temperatur zwischen 0 bis  $-2^{\circ}\text{C}$ , in den Äquatorialgegenden der Ozeane gelten  $27^{\circ}\text{C}$  als Durchschnittswärme; die Temperatur steigt im Indik bis auf  $28^{\circ}\text{C}$ , im Roten Meere sogar bis auf  $34,4^{\circ}\text{C}$ . Wie wir sehen, gehen die höchsten Oberflächentemperaturen nicht über  $34^{\circ}\text{C}$ , die niedrigste beträgt  $-3^{\circ}\text{C}$ , doch sind die Temperaturschwankungen an einer und derselben Örtlichkeit des offenen Meeres natür-



lich außerordentlich viel geringer; sie betragen in der Äquatorialzone nur  $2-3^{\circ}$ , in höheren Breiten etwa  $7-10^{\circ}\text{C}$ . Diese Differenzen treten auch hier nur in den Oberflächenschichten auf, während in einer Tiefe von 300 bis 400 m die Temperatur des Wassers annähernd konstant bleibt und von hier ab gegen den Meeresgrund zu ganz allmählich bis zu einer Durchschnittstemperatur von  $2^{\circ}\text{C}$  sinkt. Auffallend warm bis in die Tiefe hinab ist das Mittelmeer. Die Erklärung dafür liegt in dem Umstande, daß das vom Pole herströmende kalte Unterwasser des Atlantik durch einen bis gegen 82 m unter den Meeresspiegel sich erhebenden Höhenrücken von Gibraltar vom Mittelmeerbecken abgesperrt wird.

Wie im Süßwasser, so können wir auch im Meere die Erscheinungen einer direkten und verkehrten Schichtung und einer Sprungschicht konstatieren. Eine direkte Schichtung findet sich in den Warmmeeren, dagegen eine indirekte in den Polarmeeren, wo das Oberflächenwasser bis zu einer Tiefe von 150 m Temperaturen unter  $0^{\circ}$  aufweist und erst dann Schichten folgen, in denen die Temperatur über  $0^{\circ}$  steigt. Zwischen 300—400 m liegt eine Schicht wärmsten Wassers. Von hier ab erst nimmt die Temperatur ungefähr gleichmäßig ab, um erst in 2000 m Tiefe wieder auf ungefähr  $0^{\circ}$  abzusinken (nach S t e u e r). Das Vorkommen der Sprungschicht ist nach S c h o t t nicht auf einen Ozean beschränkt, sondern wurde in allen tropischen Meeren festgestellt; die Schicht liegt stets zwischen 25 und 200 m Tiefe, ihre Dicke beträgt 25—75 m.

Es ist nun sicher, daß die Thermik des Wassers für das Fischleben von größter Bedeutung ist. Für jede Fischart besteht vor allem eine gewisse Normaltemperatur, welche den an sie angepaßten Organismus zu voller Leistungsfähigkeit seiner Organe befähigt. Zu dieser sind zu rechnen Bewegungs- und Freßlust (s. S. 144) sowie das Laichgeschäft der Fische. Die Normaltemperatur der einzelnen Gattungen und Arten ist sehr verschieden; sie bewegt sich in größeren oder geringeren Grenzen, je nachdem die einzelnen Fischarten e u r y- oder s t e n o t h e r m sind, d. h. entweder erhebliche Temperaturänderungen (natürlich in sukzessiver Ab- oder Zunahme) ertragen oder nicht. Zu letzteren sind die Fische der Polarmeere sowie der Tiefsee und jene der Tropenmeere zu rechnen, da dieselben gegen geringe Temperaturschwankungen sehr empfindlich sind. Daher die Erscheinung, daß z. B. Tiefseefische, wenn sie das Netz aus dem kalten Tiefenwasser in das warme Oberflächenwasser bringt, abgestorben sind oder sofort absterben. Dafür ein Beispiel. Der „Tile-Fish“ (*Lopholatilus*) bewohnt das Bodenwasser an der Küste Nordamerikas, wo es noch vom Golfstrom erwärmt ist. Im Jahre 1882 trat nun infolge einer Reihe ungewohnt heftiger Stürme an seine Stelle kaltes arktisches Wasser und tötete Millionen dieses Fisches, deren Leichen Hunderte Quadratmeilen Meeresfläche bedeckten (nach W e b e r). Neuere Forschungen haben denn auch einen engen Zu-

sammenhang zwischen Temperatur des Meeres und Fischreichtum (Verbreitung) dargetan. Durch Vergleich von systematisch bei den Fischbänken der Lofoten gemessenen Temperaturen mit den daselbst gemachten Fangergebnissen wurde konstatiert, daß mit der Stärke des Golfstromes die Meereswärme steigt und die Fische anscheinend in kühlere Meeresgegenden verdrängt werden. Geringere Kraft des Golfstromes und damit kühlere Meerestemperatur gewährleistet aber bessere und größere Fischernte. Untersuchungen über die Ursachen haben weiter gezeigt, daß bei dem stärkeren Golfstrom die Fische nicht nur in der Zahl geringer, sondern auch nicht so gut ausgewachsen sind; sie sind schlechter ernährt und ihre Fortpflanzungsorgane weniger entwickelt. Anscheinend ernähren sich die Fische am besten von jenen Nahrungsstoffen, die durch die russisch-sibirischen Flüsse dem Polarmeer zugeführt und dann durch die Meeresströmungen zu den Fischbänken getrieben werden. Bei großer Stärke des entgegenströmenden Golfstromes können nun diese nahrungshaltigen Gewässer nicht bis zu den Fischgründen vordringen und den Fischen fehlt die ihnen zusagende Nahrung. Ist die Strömung des Golfstromes dagegen schwächer, so dringen die Wasser aus dem Polarmeer weiter vor, die Temperatur des Wassers sinkt dadurch, aber die Fische erhalten ihre gewohnte reichliche Nahrung. Das Beispiel illustriert in vorzüglicher Weise, in welchem engem Zusammenhang Temperatur und Fischreichtum stehen.

Ich sagte oben, daß jede Fischart eine Normaltemperatur besitzt, innerhalb welcher die Lebensprozesse derselben vor sich gehen. Und wie man nun innerhalb dieser Temperaturzone ein Optimum kennt, bei dem die einzelnen Organe im Höhepunkt ihrer Leistungsfähigkeit stehen, so weiß man auch, daß diese Temperaturzone nach oben und unten durch ein vitales Maximum und Minimum begrenzt ist, nach deren Überschreiten die Aktivität eingestellt wird und bei weiterer Steigerung zum Tode des Fisches führt.

So tritt bei den meisten Cypriniden (Weißfischen) und Muraeniden (Aalen) bei einer Temperatur von 4 bis 6° C ein eigenartiger, lethargischer Zustand ein, den man mit Winterschlaf bezeichnet. Die Fische nehmen keine Nahrung zu sich, vergraben sich scharenweise im Schlamm und setzen hier ihre Muskel- und Atemtätigkeit auf ein Minimum herab. Die Herztätigkeit sinkt dabei von 20 oder 30 Schlägen auf 1—2 Schläge in der Minute. In diesem Zustande überdauern sie die kalten Wintermonate und nehmen in dieser Zeit erheblich an Körpergewicht ab (bis 5 %), da sie ihren Stoffwechselbedarf aus aufgespeichertem Fett und der Muskulatur bestreiten. Steigt im Frühjahr die Wassertemperatur wieder allmählich, dann „erwachen“ die Fische aus ihrem Zustande und werden wieder „lebendig“.

Durch Eintreten von Temperaturen, die tief unter dem Gefrierpunkt



liegen, stehen im allgemeinen die Lebensverrichtungen der Fische bleibend still. Es erfolgt der Tod. Doch sind, zumal aus der fischereilichen Praxis, Fälle bekannt (ebenso nach Versuchen von P i c t e t), wobei Fische, wie Karpfen, bei einer Kälte von 15 bis 20° vollständig in einen Eisblock eingefroren waren und nach vorsichtigem Auftauen wieder Lebenserscheinungen zeigten und sich vollständig erholten. Dies ist in der Tat möglich, solange das Blut nicht zu Eis erstarrt und die Gewebe durch die darin sich bildenden Eisnadeln zerstört sind. Ein weiteres Haupterfordernis ist, daß der Prozeß des Auftauens in vorsichtiger und langsamer Weise vorgenommen wird. Andernfalls liefert der schmelzende Zellsaft destilliertes Wasser, das als Gift auf das Protoplasma wirkt und einen Wiederbeginn der Lebenstätigkeit nach dem Auftauen unmöglich macht.

Dem Winterschlaf entspricht in tropischen Gegenden, wo die Erwärmung des Wassers oft einen hohen Grad erreicht oder gänzliche Austrocknung erfolgt, der S o m m e r s c h l a f der Fische. Auch hier vergraben sich die Fische in den Schlamm und verfallen unter der erhärteten Kruste des Bodens in Erstarrung, wobei die Atmung ganz eingestellt werden kann. Solange der Schlamm noch eine breiige Masse bildet, kommen die Fische an die Oberfläche und bedienen sich der Luftatmung. Zu diesen Fischen gehören einige Welsarten (Siluriden), Blätterfische (Ophiocephaliden) und Labyrinthfische (Labyrinthici). Letztere pflegen bei hoher Wassertemperatur an der Wasseroberfläche zu schweben oder sich im Blättergewirr einzuzrollen, worauf jede Bewegung, selbst jene der Atmung, vollkommen eingestellt wird. Dieser lethargische Zustand wurde in neuerer Zeit öfters verkannt und als richtiger Schlaf (als Ermüdungszustand) gedeutet. Wohl am bekanntesten ist der Sommerschlaf der Lurchfische (Dipnoer). Bei Eintritt der Dürre bauen sich diese Fische aus Schleim und Schlamm eine feste Kapsel (Hibernakulum), in der sie zusammengerollt die Trockenzeit überdauern (s. Fig. 31). Werden die äußeren Bedingungen wieder günstig, treten anhaltende Regengüsse ein, dann lösen sich die Schlammkapseln im Wasser auf, die Tiere erwachen aus ihrer Erstarrung und gehen wieder zur normalen Wasseratmung über. — Kommt die Eigenschaft eines Sommerschlafs wohl hauptsächlich tropischen Fischen zu (Panzerwelse, Galaxias), so kann man dieselbe auch bei einigen Süßwasserfischen, wie Schleien (Tinca) und Schmerlen (Acanthopsiden) beobachten. So bohren sich erstere bei großer Hitze in den Schlamm, legen sich auf die Seite und verfallen in eine Lethargie, die man mit dem Ausdrucke „Wärmestarre“ belegt hat.

Ähnliches berichtet A n t i p a vom Schlammpeizger (*Cobitis fossilis* L.) im Inundationsgebiete der unteren Donau. „Er“ (der Fisch) „lebt nämlich in alten Pfützen, welche gleich nach der Inundation austrocknen, und zwar trocknen manche so stark, daß man auf ihrem Grunde mit dem Wagen fahren kann. Man hat nun öfters, unter derartigen Fahrwegen grabend,

in dem Schlamm *Cobitis fossilis* gefunden, und zwar auch in solchen Orten, welche sogar während eines Jahres nicht überschwemmt waren.“

Die meisten tropischen und subtropischen Fische sind befähigt, hohe Temperaturen, die  $30^{\circ}\text{C}$  überschreiten, ohne Schaden auszuhalten. Es sind richtige Warmwasserfische, die von Aquarienliebhabern sehr geschätzt und in geheizten Aquarien gehalten werden. Ja, es sind Fischarten bekannt



Fig. 31. Lurchfisch, Sommerschlaf haltend. (Nach Hesse.)

geworden, die zu den Bewohnern heißer Quellen zählen. So berichtet Lacépède, daß der Fisch *Sparus Desfontainii* in den heißen Quellen von Tunis bei einer Temperatur von  $37,5^{\circ}\text{C}$  lebt; ähnliches übermittelt Pellet von *Poecilia dovii* Tr. Desgleichen will der Schweizer Gelehrte de Saussure in den heißen Quellen von Aix ( $45^{\circ}\text{C}$ ) lebende Aale beobachtet haben<sup>1)</sup>.

Nach all diesen Betrachtungen kann man sagen, daß die thermischen Grenzen für das Leben der Fische innerhalb einer großen Temperaturbreite liegen und erheblich gesteigert werden können, wenn genügend Zeit zu

<sup>1)</sup> Auch unsere Weißfischarten können bei allmählicher Temperatursteigerung Temperaturen von  $31$ — $35^{\circ}\text{C}$  für kurze Zeit aushalten, Salmoniden sterben dagegen schon bei  $20$ — $28^{\circ}\text{C}$  ab.



einer Anpassung gelassen wird. Dagegen werden plötzliche, künstlich herbeigeführte Temperaturschwankungen gar nicht oder nur mit schweren Schädigungen des Organismus ertragen und führen dann zu den sogenannten Erkältungskrankheiten der Fische. In der freien Natur kommen selbst in flachen Gewässern rapide Temperaturschwankungen nicht vor, da selbst bei starker Luftabkühlung geraume Zeit vergeht, bis sich diese dem Wasser mitteilt; und selbst dann vollzieht sich dieser Prozeß stets in allmählicher Weise, so daß sich der Fisch der Temperaturabnahme leicht anpassen kann.

#### 4. Tiefe, Druck- und Lichtverhältnisse im Wasser.

Biologisch von großer Bedeutung für das Leben der Fische sind ferner die Tiefe und die Lichtverhältnisse der Gewässer. Zwischen Oberflächengröße und Tiefe besteht zwar keine Wechselbeziehung — der etwa 614 qkm große Balatonsee in Ungarn besitzt z. B. nur eine Maximaltiefe von 9 m —, doch haben im großen und ganzen die meisten Wasseransammlungen, die wir „See“ nennen, eine beträchtliche Tiefe. Im nachfolgenden seien die Maximaltiefen einiger bekannten mitteleuropäischen Seen angeführt: Bodensee 252 m, Comer See 409 m, Königssee 188 m, Starnberger See 114 m, Millstätter See 140 m, Gardasee 350 m. Bedeutend größere Tiefen als im Süßwasser finden wir indes in den Meeren; dieselben können daselbst einige tausend Meter betragen. Die größte bisher gelotete Tiefe befindet sich im Pazifik, die sogenannte Nerotiefe in der Nähe der Insel Guam mit 9636 m.

Fragen wir nun nach den physikalischen Verhältnissen dieser Wassertiefen, dann müssen wir sogleich an den gewaltigen Druck denken, der daselbst herrscht. Bekanntlich beträgt der Druck, unter dem die Oberfläche der Seen und Meere steht, eine Atmosphäre und nimmt mit je 10 m nach der Tiefe um je eine Atmosphäre zu. In tieferen Meeren beträgt derselbe daher Hunderte von Atmosphären, und dennoch sind die Tiefseefische imstande, daselbst ohne Schaden zu leben. Das erklärt sich nur dadurch, daß dieselben in ihren Geweben Wasser aufnehmen und Gase derart verdichten, daß Druck und Gegendruck sich überall ausgleichen. Bringt man z. B. einen Tiefseefisch unter geringen Druck, dann entweicht ein Teil des in den Gefäßen enthaltenen Wassers, die im Blut gelösten Gase werden frei und treten in die Gefäße, was den sofortigen Tod des Fisches zur Folge hat. Über die Erscheinungen der „Trommelsucht“ war schon auf S. 62 die Rede.

Dagegen sei an dieser Stelle eine eigenartige Beziehung, die zwischen Wasservolumen bzw. -tiefe und Körperwachstum konstatiert und zuerst von S e m p e r bei der Schnecke *Lymnaeus stagnalis* nachgewiesen wurde, kurz erwähnt. Es zeigte sich nämlich, daß Fische derselben Art in größeren Flüssen und Seen größer werden als in Bächen und Teichen, und zwar unter sonst gleichen Bedingungen, namentlich in Beziehung auf Zufuhr der Nah-

rung. Das Verhältnis tritt bei Hechten und Forellen sehr deutlich hervor. Während der Teichhecht im Durchschnitt ein Gewicht von 2 bis 4 kg erreicht, kann er in Seen bis 30 kg schwer werden. Ähnliche Größenunterschiede lassen sich bei Teich-, Fluß- und Seesalmoniden nachweisen. Schon Hoffbauer konnte an in Aquarien gehaltenen Karpfensetzlingen den Beweis führen, daß Wasservolumen und Besatzzahl von großem Einfluß auf das Wachstum der Versuchsfische seien. Analoge Resultate wurden an Salmonidensetzlingen erzielt, die in der Fischzuchtanstalt Mühlthal in Bayern zwar unter gleichen Bedingungen (gleiche Fischzahl, gleiches Futter, dasselbe Atemwasser), aber in verschiedenen tiefen Teichen gezogen wurden. Bei der Abfischung zeigte sich nämlich, daß die in einem 30—50 cm tiefen Teiche gezogenen Forellen um etwa 20 % kleiner blieben, als die in einem gleich großen, aber etwa 1½ m tiefen Teiche gezogenen Versuchsfische. Über die eigentliche Ursache, welche diesen Einfluß erklärlich macht, ist bis jetzt nichts Sicheres bekannt.

Von großer Bedeutung auf die Ökologie (Vorkommen, örtliche Verbreitung) der Fische sind die Lichtverhältnisse im Wasser. Während die Sichttiefe in den Süßwasserseen im allgemeinen eine geringe ist (sie beträgt im Bodensee 10,72 m, Starnberger See 11 m, Genfer See 20,4 m, Millstätter See 30 m), sind die Werte im Meere, insbesondere jene in der Hochsee der wärmeren Zone bedeutend höher. Mit ungefähr 50 m dürfte nach Steuer das überhaupt erreichbare Maximum der Sichttiefe gegeben sein. Der Grund für die verschiedene Durchsichtigkeit des Wassers ist die Trübung desselben durch schwebende Materie (mineralischen wie organischen Ursprungs). Je mehr das Wasser durch dieselben getrübt ist, um so rascher verschwinden die Lichtstrahlen. Forel, der bekannte Schweizer Seenforscher, bezeichnet diesen der Absorption parallel laufenden Vorgang als Okkultation. Die im Wasser schwebende Materie bewirkt nämlich eine Abschwächung des eindringenden Lichtes, indem jedes Schwebeteilchen als Schirm gegen das Licht wirkt. Je mehr Schwebeteile, desto dichter der Schirm, und um so weniger tief vermag das Licht einzudringen. Als weitere Faktoren kommen für die Transparenz die Beleuchtung, Farbe und Temperatur in Betracht. Auch ist sie im Winter eine größere als im Sommer.

Eine weitere Frage, welche biologisch hervorragende Wichtigkeit besitzt, ist die nach der Intensität der Lichtstrahlen, insofern sie nämlich für den Assimilationsprozeß des Phytoplanktons noch in Betracht kommen. Untersuchungen haben gezeigt, daß das Vorkommen der pflanzlichen Schweborganismen auf die „Zweihundertfadenleine“, das sind ungefähr 400 m Tiefe, beschränkt erscheint. Da sich unterhalb dieser Grenze keine oder nur wenige vom Licht unabhängige Phytoplanktonen vorfinden, so nimmt man in neuerer Zeit als Grenze der Lichtintensität etwa 400 m Tiefe an. Natürlich ist die Intensität der verschiedenfarbigen Strahlen auch eine



verschiedene. So konnte H e l l a n d - H a n s e n nachweisen, daß südlich von den Azoren in einer Tiefe von 100 m die roten Strahlen die versenkte photographische Platte nur mehr schwach angriffen, während die blauen und violetten dagegen am kräftigsten wirkten. „In 500 m Tiefe waren die Strahlen des blauvioletten Teiles des Spektrums noch deutlich sichtbar, und bei 1000 m konnten die violetten und ultravioletten Strahlen noch wahrgenommen werden. Bei 1700 m war aber nicht mehr die geringste Spur von Licht, selbst nachdem die Platten zwei Stunden lang in vollem Tageslicht exponiert gewesen waren“ (H j o r t).

In bezug auf das Quantum an lebender organischer Substanz lassen sich mit C h u n die Wasserschichten in drei Etagen einteilen. Die oberste, genannt die e u p h o t i s c h e Region, erstreckt sich bis etwa 80 m Tiefe hinab und zeichnet sich dadurch aus, daß in ihr das Phytoplankton stark entwickelt ist und einem regen Assimilationsprozeß unterliegt. Die zweite oder d y s p h o t i s c h e Region reicht von 80 bis 350 (400) m und enthält nur wenige pflanzliche Organismen (meistens Kieselalgen), die unabhängig von den dort herrschenden Temperaturen ihr Dasein fristen. Auch machen sie auf Lichtverhältnisse keinen besonderen Anspruch und werden daher auch als „Schattenflora“ (nach S c h i m p e r) bezeichnet. Endlich die dritte oder a p h o t i s c h e Region, die keinen pflanzlichen Organismus mehr enthält.

Wie schon erwähnt, können wir mit etwa 400 m Tiefe die obere Grenze für die eigentliche Tiefsee annehmen. Natürlich verschiebt sie sich, wie B r a u e r sagt, z. B. in den polaren Gegenden nach den Jahreszeiten, in den übrigen nach den Tageszeiten, zweitens leben viele Formen in ihren Jugendstadien in den Oberflächenschichten, und drittens reicht für viele das Verbreitungsgebiet bis in höhere Schichten hinauf. —

Mit dieser Betrachtung habe ich kurz einige Faktoren berührt, welche ökologisch für den Fisch von eingreifendstem Einfluß sind.

---

## B. Die Anpassungserscheinungen der Fische.

Es ist im Rahmen dieser] Zeilen ganz unmöglich, auf all die Anpassungserscheinungen, welche durch die Verschiedenheit der örtlichen Existenzbedingungen sich bei den Fischen herausgebildet haben, näher einzugehen, ich möchte nur die wichtigsten Punkte hervorheben.

Wie wir bei der Besprechung des Salzgehaltes gesehen haben, ergibt sich von selbst eine Scheidung der Fische in S ü ß-, B r a c k- und M e e r- w a s s e r b e w o h n e r. Selbst feinere Abstufungen im Salzgehalte sind,

wie oben erwähnt, für die Verbreitung der einzelnen Arten von großer Wichtigkeit. Ähnliches gilt auch von der Temperatur, der Tiefe bzw. dem Drucke und den Lichtverhältnissen der Gewässer. So hat man (zumal in der fischereilichen Praxis) die Flüsse und Seen nach verschiedenen Regionen eingeteilt, für welche insbesondere die Tiefe und Temperatur des Wassers, aber auch die Beschaffenheit des Grundes und die Stärke der Strömung maßgebend gewesen sind, und für jede Region einen „Leitfisch“ aufgestellt, welcher unter den gegebenen Verhältnissen unter der übrigen Fischfauna dominiert. Man spricht z. B. von Regionen der Bachforelle, der Äsche, der Barbe und des Brachsens in fließenden Gewässern und scheidet die Binnenseen in solche der Bachforelle, Seeforelle, in Saiblings-, Coregonen-, Zander-, Brachsen- und Karauschenseen. Jeder See enthält ferner eine Fischfauna, die teils auf die Uferzone, teils auf das freie Wasser oder den Bodengrund verteilt erscheint. So ist, wie L a m p e r t ausführt, die Uferzone eines großen Seebeckens für die Schar der Uferfische (litorale Fische) von großer Bedeutung, hauptsächlich wenn die Beschaffenheit der Ufer reichen Pflanzenwuchs ermöglicht (sogenannte Krautseen). Hier halten sich wenigstens im Sommer eine größere Anzahl von Fischen auf. Wir treffen hier besonders häufig die verschiedenen Cyprinidenarten, die den Schlamm gerne aufwühlen oder im dichten Pflanzengewirr des Ufers stehen. Auch Barsch und Hecht lauern hier auf Beute. Desgleichen finden wir als ständigen Uferbewohner den Koppen (*Cottus gobio* L.), welcher sich zwischen Steinen versteckt hält. Die Uferzone eines Sees, auch Schar genannt, mit ihren oft ausgedehnten untergetauchten Pflanzenbeständen (Laichkraut, Hornkraut, Tausendblatt usw.) ist der Lieblingsaufenthalt der Fische; hier finden sie reiche Nahrung und hier setzen sie auch ihren Laich ab.

An die Uferregion schließt eine Tiefenregion an, die nach F o r e l charakterisiert ist durch den Mangel an Pflanzen. Sie ist bewohnt von pelagischen Fischen, die wir dem Nekton (zum Unterschied von Plankton) zuzählen. Es sind eigentlich nur wenige Arten, die wir als ständige Bewohner der freien Seefläche und -tiefe betrachten können. Vor allen sind hier die als Speisefische hochgeschätzten Coregonen zu nennen; die Felchen des Bodensees, die Renken der bayrischen Seen, die „Rheinanken“ des Traunsees, die Maränen der norddeutschen Seen sind ausgesprochen pelagisch-nektonische Formen. Sie gehen nie ans Ufer und halten sich stets im freien Wasser des Sees auf, wo sie sich von planktonischen Krustern ernähren (s. S. 140). Als typische Tiefseeformen sind besonders zwei Arten zu nennen: der Tiefseesaibling (Kümmerform des Seesaiblings, *Salmo salvelinus* L.) und der Kilch (*Coregonus hiemalis* Jur.), beide ausgezeichnet durch den Besitz von großen Augen als Anpassungserscheinung an die Tiefsee (s. S. 33). Als dritte Kategorie von Fischen kommen schließlich jene in Betracht, die auf dem Untergrund der Seen leben, sogenannte benthonische Formen.



Hierher gehören insbesondere der Wels (*Silurus glanis* L.), wohl der größte aller deutschen Süßwasserfische, und die Rutte (*Lota vulgaris* Cuv.). Beide Fische besitzen als Nachttiere kleine, verkümmerte Augen, die wohl meist außer Funktion sind, dafür aber zur Orientierung stark ausgebildete Tastorgane (Barteln). Neben diesen ausgesprochenen benthonischen Formen suchen natürlich auch pelagische Fische und jene des Ufers vorübergehend den Seegrund auf, kehren aber bald wieder in ihre eigentliche Domäne zurück.

Wie die Süßwasserfische, so unterscheidet man auch die Meeresfische nach ihrem Aufenthalte als Küstenfische, pelagische Fische und Tiefseefische. Betrachten wir zunächst die Küstenbewohner. Als eigentliche Küstenregion oder Litoralgebiet des Meeres bezeichnen wir das Gebiet zwischen Flachsee (Ebbezone) bis etwa 200 m Tiefe. Der Boden ist bedeckt mit litoralen Ablagerungen, wie Gestein, Kies und Sand. Ferner ist die Region, wenigstens in den oberen Schichten, gut durchlichtet (euphotische Region) und daher mit entsprechender Vegetation (Zosterawiesen der Flachsee, Sargassum usw.) ausgestattet. Sie steht unter dem Einfluß meteorologischer Erscheinungen und weist dementsprechend Temperaturschwankungen sowie tägliche und jahreszeitliche Schwankung der Belichtung und Strömungen auf; desgleichen schwankt der Salzgehalt unter dem Einfluß der Flüsse. Insbesondere in den oberen Lagen der Küstenregion, die wir als Strand bezeichnen, sind die daselbst anzutreffenden Fische daher eurytherm und euryhalin, lichtliebend und vielfach an Pflanzenkost gebunden. Sie sind mit einer kräftigen Schwimmuskulatur ausgestattet und häufig zum Schutz gegen Wellenschlag mit Saugscheiben zum Anheften an Steinen u. dgl. versehen (Weber).

An die litorale Region grenzt die sublitorale. Sie bildet den Übergang zur Tiefsee und weist vielfach schon die Verhältnisse derselben auf.

Die Küstenfische halten sich in der Nähe des Landes auf oder auf Bänken in seichter See und steigen nur selten tiefer als 600 m hinab. Die Mehrzahl ihrer Arten lebt nahe der Oberfläche. Nach Günther unterscheidet man gegen 70 Hauptgruppen von Uferfischen mit etwa 3600 Arten. Die einzelnen Arten sind nicht sehr weit verbreitet; sie haben ein beschränktes Wohngebiet, da sie keine großen Wanderungen vollführen. Ihre Verbreitung wird, wie Günther ausführt, nicht nur durch die Temperatur des Oberflächenwassers, sondern auch durch die Beschaffenheit des anliegenden Landes und dessen tierische und pflanzliche Produkte bestimmt. Einige dieser Fische sind auf flache Küsten mit weichem oder sandigem Grunde beschränkt, andere leben auf felsigen und zerrissenen Küsten, wieder andere an Korallenbildungen. Zu eigentlichen Strandfischen gehören einige Schellfischarten (Gadiden), ferner die Brassens (*Sparus*, *Sargus*, *Chrysophrys*), Lippfische (Labriden), Meeräschen (Mugiliden), Ährenfische (Atheriniden)

und andere. Als Grundfische der Küstenregion (Flachsee) sind nach C o r i der Drachenkopf (*Scorpaena*), verschiedene Arten der Meergrundel (*Gobius*), die Schleimfische (*Blenniiden*), die Meerquappe (*Motella*), das Petermännchen (*Trachinus*) und vor allem die Plattfische (*Pleuronektiden*) zu nennen. Diese Fische liegen fast ständig im Sande am Grunde und spähen nach Beute aus. Mit ihrem Kolorit erscheinen sie vortrefflich an die Umgebung angepaßt (s. S. 147). Eine eigene Fischfauna beherbergt ferner die Felsenküste. Da sie einem steten Anprall der Wogen ausgesetzt ist, sind ihre Bewohner zum großen Teile mit Haftorganen ausgerüstet. Hierher gehören die verschiedenen Arten der Meergrundeln (*Gobiiden*), ferner der Lumpfisch (*Cyclopterus*), der rotgefärbte Ansauger (*Lepadogaster*) u. a. Zwischen den Felsen, in den submarinen Felsrinnen, leben ferner der Wolfsbarsch (*Labrax*), Schriftbarsch (*Serranus*) und die Zahnbrasse (*Dentex*). Endlich müssen zu den Küstenfischen noch die Büschelkiemer gezählt werden, unter denen das Seepferdchen (*Hippocampus*), die Seenadel (*Syngnathus*), der Fetzenfisch (*Phyllopteryx*) zeitweise eine sitzende Lebensweise führen, indem sie sich mit ihrem Greifschwanz an Seegrashalmen, Algenbüscheln u. a. verankern.

- Wir wenden uns nunmehr der Betrachtung der pelagischen Fische zu. Als Pelagial bezeichnet man das offene Meer bis zu einer Tiefe von 400 m; daher nennt man pelagische Fische solche, welche die Oberfläche und die obersten Schichten des Meeres bis zu jener Tiefe bewohnen. Statt pelagische Fische ist auch der Name Hochseefische gebräuchlich. Sie sind ausgezeichnete Schwimmer, meistens von großer Ausdauer, die sie befähigt, ihren Weg wochenlang fortzusetzen, ohne das Bedürfnis nach Ruhe zu haben. Als Bewohner des offenen Meeres nähern sie sich nur auf ihrer Nahrungssuche der Küste oder suchen dieselbe periodisch zu Laichzwecken auf. In bezug auf ihre Verbreitung sind sie in vielen Fällen von der Temperatur und dem Lichte des Oberflächenwassers abhängig; einige Arten sollen nur nachts an die Oberfläche steigen und sich während des Tages in größeren Tiefen aufhalten. Besonders den jungen Fischen (Larven) kommt nach L o e b diese Eigenschaft der P h o t o t a x i s zu. L o e b hat bekanntlich als erster die Anschauung aufgestellt, daß die sogenannten Richtungsbewegungen oder Tropismen, d. h. die bei sehr vielen Tieren und Pflanzen zur Beobachtung gelangenden Bewegungen der Organismen, die entweder nach der Reizquelle hin oder von ihr weg erfolgen, ganz gleicher Art seien. In Verfolgung seiner Anschauungen über den Heliotropismus, d. h. die durch Lichtreize hervorgerufenen Tropismen, kam dann L o e b zur Vermutung, daß die phototaktischen (oder heliotropischen) Bewegungen, die man im Laboratorium bei Krebstieren und Fischlarven beobachtet, identisch seien mit der tageszeitlichen Auf- und Abwanderung der Planktontiere. Dieser Anschauung widerspricht in neuerer



Zeit Franz auf Grund von an Fischen und deren Larven angestellten Versuchen und deutet die Phototaxis als einen durch Anpassung erworbenen Fluchtreflex des Freilebens, indem ungünstige Lebensbedingungen geflohen und geeignete Aufenthaltsorte aufgesucht werden. Bei diesen Fluchtreflexen spielen nun die Lichtverhältnisse im Wasser als wichtige Wegweiser eine große Rolle und dirigieren auch die Fluchtreflexe der Tiere im Laboratorium. Die Phototaxis, wie sie im Laboratorium zur Beobachtung kommt, sei ein Kunstprodukt.

Den pelagischen Fischen gehört eine große Anzahl weitverbreiteter Arten an. Die größten Meeresfische, die Haie (*Rhinodon*, *Selache*, *Carcharodon* u. a.) sind hierher zu rechnen, ferner die oft in Gesellschaften auftretenden Thunfische (*Thynnus*), Schwertfische (*Xiphiiden*), Makrelen (*Skombriden*) u. a. Im weiteren sind an dieser Stelle die volkswirtschaftlich wichtigen Fische zu nennen, nämlich die schwarmbildenden Heringsarten (*Clupeiden*), von denen der Hering (*Clupea harengus* L.), die Sprotte (*Clupea sprattus* L.), die Sardine (*Clupea pilchardus* W.), die Sardelle (*Engraulis encrasicolus* L.) und der Maifisch (*Clupea alosa* L.) die wichtigsten Vertreter sind. Außerdem werden als echt pelagische Formen angesehen der Mondfisch (*Orthogoriscus mola* Bl. Schn.), der Schiffshalter (*Echeneis remora* L.), der Flughahn (*Dactylopterus volitans* L.), der Fregattenfisch (*Trachypterus taenia* Bl.) u. a.

An das Pelagial grenzt nach unten die Tiefsee, das Bathybial, welches im Mittel 3680 m tief ist, aber eine Tiefe von 9636 m erreichen kann (Nerotiefe bei Guam). Über die chemisch-physikalischen Verhältnisse der Tiefsee war schon oben die Rede. Es sei noch kurz wiederholt, daß hier jegliche Einflüsse der Jahreszeiten, der Winde und der Temperatur fehlen; letztere ist eine sehr niedrige und fällt, wie schon erwähnt, an manchen Orten bis zu 2° C. Da sie eine konstant niedrige ist, erklärt sich, daß die hier lebenden Tiefseefische auch stenotherm sind, d. h. Wärmeschwankungen nur schlecht ertragen können. Mit Beziehung auf den ungeheuren Druck, unter welchem sie leben, ist ihr Knochen- und Muskelsystem im Vergleiche zu dem der Oberflächenfische sehr schwach entwickelt. Weitere Anpassungen sind die Entwicklung großer Augen, zumal der Teleskopaugen (s. S. 33), Rückbildung der Augen bis zu fast vollständiger Blindheit (bei *Benthobatis*, *Gigantactis*, *Aphyonus*, *Barathronus*) und der Besitz von Leuchtorganen. Wiewohl allgemein angenommen wird, daß unter 400 m kein Licht mehr eindringt, die aphotische Region beginnt, so muß das Licht noch stark genug sein, um ein Sehen in allen Tiefen zu ermöglichen, da sonst die Tatsache, daß die größte Zahl der Organismen wohlentwickelte Augen besitzt, nur ein sehr kleiner Prozentsatz blind ist, unverständlich ist (B r a u e r). Das gilt besonders für die wohlausgebildeten Augen der bleibend in der Tiefsee lebenden Fische. Der Bau ihrer Netzhaut

gleich, wie wir oben gesehen haben, durch Fehlen der Zapfen und Dunkelstellung ihres Pigments dem Auge der Nachttiere. „Obwohl bei ihnen die Bildschärfe zugunsten der Lichtintensität herabgesetzt ist, sehen sie vermutlich mehr als nur die Bewegung anderer Organismen, die sie etwa mit eigenem Leuchtorgan beleuchten, oder als die Leuchtorgane der letzteren, wenn wir annehmen, daß in der Tiefsee nicht Lichtmangel, sondern nur Lichtarmut herrscht“ (Weber). Was die Leuchtorgane betrifft, so sind nach der Valdiviaexpedition solche bei 239 Arten von Fischen bekannt geworden. Sie bilden, wie Brauer ausführt, nur etwa den fünften Teil der Fische, die man auf Grund der Angaben der Tiefen, in denen sie gefangen sein sollen, als Tiefseefische rechnet. Diese umfassen nämlich 309 Gattungen und 1007 Arten. Über den Bau der Leuchtorgane war schon auf S. 27—30 die Rede, hier sei ihre biologische Bedeutung näher betrachtet. Brauer neigte vorerst der Ansicht zu, daß die Organe in verschiedenen Farben leuchten könnten und derart jede Art oder Gattung ihre charakteristische Schattierung hätte, wodurch sie sich untereinander leicht auffinden könnten. Von dieser Ansicht aber kam Brauer wieder ab, da der Bau der Augen diese Annahme widerlegte. Er modifizierte seine Ansicht dahin, daß die Anordnung der Leuchtorgane, welche bei den einzelnen Arten konstant ist, dem Fisch ein bestimmtes Dessin verleiht, durch das er seinen Artgenossen leicht erkennbar wäre, wodurch zugleich das gegenseitige Auffinden der Geschlechter begünstigt wird. Dann wird auch verständlich, daß bei Grundfischen diese Leuchtorgane fehlen, sie nur bei pelagischen vorkommen. „Denn für die letzteren haben besondere Kennzeichen zum gegenseitigen Zusammenfinden großen Wert, zumal der Geruchssinn kaum eine Bedeutung spielen wird, da er überall nur schwach entwickelt ist, die Fische fast nur durch das Auge geleitet werden.“ Für die Bewertung mancher Organe als sekundäre Geschlechtscharaktere spricht besonders die Tatsache, daß bei einigen Fischen, wie z. B. den Myktophiden, die Leuchtorgane bei Männchen und Weibchen eine verschiedene Lage besitzen. Auch ist nicht von der Hand zu weisen, daß zur Zeit der Fortpflanzung die Intensität des Leuchtens verstärkt wird oder überhaupt erst eintritt. Wir würden dann derselben Erscheinung, wie Hochzeitskleid, Perlausschlag u. dgl. (s. S. 103), bei Fischen begegnen. Im weiteren dienen die Leuchtorgane (Tentakelorgane) bei vielen Arten zweifellos als Lockmittel für Beutetiere, wie ja die Fischer in Banda das herausgeschnittene Leuchtorgan der Anomalopiden, das noch stundenlang leuchtet, als Köder verwenden. Fehlt aber eine Einrichtung zum Abblenden des Lichtes, dann wird es zum Verräter, indem es Feinde anzieht. Endlich können die am Kopf gelegenen Leuchtorgane für den Lichterzeuger als Scheinwerfer wirken, indem sie seine Umgebung beleuchten (Weber).

Die Tiefseefische zerfallen nach Brauer in zwei Gruppen: 1. die



benthonischen oder Grundformen, zu denen sowohl die im oder auf dem Boden lebenden, weniger vagilen Fische, als auch die in den unmittelbar über dem Boden liegenden Wasserschichten frei umherschwimmenden Arten zu zählen sind; 2. die bathypelagischen Formen, zu welchen alle Fische gehören, die unterhalb der Vierhundertmetergrenze pelagisch, vom Boden völlig unabhängig leben, die aber nachts in die Oberflächenschichten aufsteigen können. Zu den Grundfischen der Tiefsee dürften die Zitterrochen (Torpediniden), Schollen (Pleuronektiden), Fledermausfische (Malthaeiden), Meerteufel (Lophiiden), Panzerfische (Kataphrakten), Aalmütter (Zoarciden), Großschwänze (Makruriden) und Schellfische (Gadiden) zählen. Es können aber auch Vertreter der genannten Familien im Bathybial und Litoral vorkommen, zumal eine scharfe Trennung des Benthos von den genannten Regionen nicht möglich ist. Der enge Zusammenhang des Benthos mit dem Litoral geht schon daraus hervor, daß von 178 Gattungen, die man den Grundfischen zurechnen kann und die unter 400 m gefunden sind, nur 60 unterhalb dieser Grenze gefangen wurden, 118 dagegen mit einer oder mehreren Arten auch im Litoral allein vertreten sind oder in dieses hinaufreichen. Von rein pelagischen, unterhalb 400 m gefangenen Fischen kennt man nach Brauer etwa 60 Gattungen. Welche Schichtungen dieselben in vertikaler Richtung bevorzugen, darüber ist noch sehr wenig bekannt. Es vermochte zwar die Valdiviaexpedition (1899) in dieser Beziehung wertvolles Beobachtungsmaterial zu gewinnen, doch gelang es keineswegs, wie Brauer selbst zugibt, die oberen und unteren Grenzen festzustellen, innerhalb derer die Tiefseefische leben. Erst die kürzlich stattgefundene Michael-Sars-Expedition (1910) nach dem Nordatlantik veröffentlicht über einige Fischarten präzise Daten. So berichtet H j o r t, daß der Tiefseefisch *Argyropelecus hemigymnus* seine größte Verbreitung zwischen 150 und 500 m, und zwar in der Dreihundertmeterschicht besitzt, *Cyclothone microdon* Gthr. zwischen 500 bis 1500 m anzutreffen ist, während *Cyclothone signata* S. das Maximum seiner Individuumzahl bei 500 m Tiefe aufweist. Was die horizontale oder geographische Verbreitung der Tiefseefische betrifft, so sei nur kurz erwähnt, daß einige derselben bipolare Verbreitung zeigen, d. h. es kommen dieselben oder sehr nahe verwandte Arten im arktischen und antarktischen Meere vor.

Benthos- und Bathypelagial geben den Fischen verschiedene Lebensbedingungen. Während die Grundfische von kleinen, wenig beweglichen Tieren oder Tierresten sich nähren und die Auffindung der Nahrung keine große Mühe erfordert, müssen die bathypelagischen Fische, denen ebenfalls Tiere als Nahrung dienen, größere Flächen in vertikaler und horizontaler Richtung durchschwimmen, um ihre Beute zu finden.

Die bathypelagischen Formen scheinen einzeln zu leben, während die Grundfische in größerer Zahl sich zusammenhalten. Als weitere Anpassungen

nenne ich den Verlust der Schwimmblase bei vielen pelagischen Formen, wodurch ein leichteres Durchschwimmen größerer vertikaler Strecken ermöglicht wird; wahrscheinlich steht damit auch im Zusammenhange bei einigen Formen der Mangel an Schuppen und die gallertweiche Haut. Infolge dieser weichen Haut können vielleicht Verschiedenheiten zwischen innerem und äußerem Druck beim Durchschwimmen größerer vertikaler Gebiete sich ausgleichen. In der Färbung überwiegt Schwarz, daneben treten Rot und Silberweiß auf; und zwar derart, daß die schwarzen Formen in den größten Tiefen (1000 m), die roten bei einer oberen Grenze von 500 m unter der Oberfläche und die silberweißen in höheren Schichten auftreten. Vergleicht man damit die oben besprochenen Messungen H a n s e n s über die Lichtintensität verschiedenfarbiger Strahlen, so haben wir es hier mit einer trefflichen Schutzfärbung zu tun. Denn wir können ohne Zweifel annehmen, daß in den obenerwähnten Tiefen, welche die obere Grenze für die schwarzen und roten Formen angeben, chemisch wirksame Strahlen nur aus dem violetten Teile des Spektrums vorhanden sind. Wenn wir nun sehen, daß der Absorptionskoeffizient für die roten Strahlen, verglichen mit dem der violetten, im Verhältnis von 30 : 1 steht und H a n s e n in einer Tiefe von 500 m keine Spur von roten Strahlen mehr nachweisen konnte, so folgt daraus, daß die roten Tiere in dieser Tiefe geradeso unsichtbar wie die schwarzen sein müssen. Die über 500 m als untere Grenze noch oben gefangenen Fische sind, wie H j o r t ausführt, seitlich mehr oder weniger zusammengedrückt; ihre Färbung ist auf dem Rücken dunkel und silberglänzend mit einem blauvioletten Schimmer an den Seiten; die Augen sind groß, oft teleskopförmig, die Leuchtorgane stark entwickelt. Die meisten dieser Fische wurden in einer Tiefe bei 300 m erbeutet, während über 150 m nur ein paar Exemplare ins Netz gingen. Zieht man aus obigen Ausführungen den Schluß, so ergibt sich, „daß die glänzenden Farben, die auffallenden Leuchtorgane und die eigentümlichen Teleskopaugen nicht der Meerestiefe mit absoluter Dunkelheit angehören, sondern im Gegenteil einer Tiefe, in die auf jeden Fall eine beträchtliche Menge von Strahlen aus unmittelbarer Nähe des blauen, violetten und ultravioletten Teiles des Spektrums eindringen“ (H j o r t).

Die verschiedenen Tiefseeexpeditionen (Challenger, Valdivia, Michael Sars) haben eine Fülle von interessantem Material aus den Tiefen der Weltmeere zutage gefördert. Wir sind indes noch weit davon entfernt; auch nur einen einigermaßen vollständigen Überblick über die Formenmannigfaltigkeit der Tiefseefische zu besitzen, ebenso wissen wir bis jetzt nur sehr wenig über ihre Verbreitung oder über die physikalischen Bedingungen, unter denen sie leben. Hoffentlich werden diese Lücken bald durch neue Expeditionen ausgefüllt!

---



### C. Die Luft als temporäres Aufenthaltsmedium der Fische.

Das Wasser ist, wie wir gesehen haben, das eigentliche Lebenselement der Fische; werden sie nur kurze Zeit aus diesem herausgebracht, dann gehen sie durch Austrocknung der Kiemen sogleich zugrunde. Es gibt indes, wie bei der Besprechung der Atmungsorgane bereits hervorgehoben worden ist, einige Ausnahmen, welche auf kürzere oder längere Zeit freiwillig das nasse Element verlassen und dann mit besonderen Einrichtungen zur Luftatmung eingerichtet sind. Ich erinnere nur an die Labyrinthfische mit ihren Labyrinthorganen (s. S. 51), einige tropische Welsarten mit ihren akzessorischen Kiemenanhängen (s. S. 51), die Schmerlen mit ihrem respiratorischen Darm (s. S. 54), die Hornhechte mit ihren Luftsäcken und die Lurchfische (s. S. 63). An dieser Stelle mögen im weiteren einige Fälle betrachtet werden, welche bisher noch keine Erwähnung gefunden haben. In erster Linie sind hier Fische zu nennen, welche in ihrer geräumigen Kiemenhöhle einen größeren Vorrat an Feuchtigkeit aufbewahren können, deren Verdunstung durch einen möglichst eng anliegenden Kiemendeckel verhindert oder wenigstens zeitlich lange hinausgeschoben wird.

Als treffendes Beispiel möge hier der Aal (*Anquilla vulgaris* L.) dienen. An diesen Fisch knüpfen sich, wie kaum an einen anderen Vertreter, schon von alters her sagenhafte Märchen, die noch heute oft von Laien verteidigt werden und leider auch in verschiedene Schulbücher übergegangen sind. Hierher gehört das Lebendiggebären dieser Fische, ihre nächtliche Wanderung in Erbsenfelder usw. Seitdem die Biologie dieses Fisches, zumal im Verlaufe der letzten Jahre, genauer erforscht wurde, gehören diese Ansichten ins Reich der Fabel. Wir sind keineswegs berechtigt, dem Aale eine gewohnheitsmäßige Landwanderung zuzuschreiben. Es steht indes fest, daß dieser Fisch zeitweise das Wasser verlassen kann, um von einem Gewässer ins andere zu gelangen. Als Faktoren, welche eine solche Landwanderung begünstigen, führt *Walter* an: Kürze des Weges und günstige Beschaffenheit desselben (nicht zu steile Böschungen, Gras, feuchtes Erdreich usw.), Dunkelheit, schließlich günstiges Wetter, Regen oder wenigstens starken Tau. Namentlich aber können plötzlich eintretende ungewöhnliche Zwangslagen, wie das Versetzen frischgefangener Aale in enge Bassins usw., zur Annahme des Landes Veranlassung geben.

Andere Fische, deren Kiemen durch die Enge der äußeren Öffnungen vor dem Eintrocknen geschützt und dadurch instand gesetzt werden, längere Zeit auf dem Trockenen zu verweilen, sind die Schlamm-springer (*Periophthalmus Koelreuteri* Bl. und *Boleophthalmus*), Bewohner der indopazifischen Küsten und Mündungsgebiete der Ströme. Die Fische erinnern in ihren Lebensgewohnheiten weit eher an Amphibien. Bei Eintritt der

Ebbe kann man sie in Scharen auf dem feuchten Sande liegen und vermittels der zu Sprung- und Kletterorganen umgebildeten Brustflossen mit kurzen, sprunghaften Sätzen sich fortbewegen sehen. Während die Fische beim Schwimmen viel ungeschickter als alle Fischarten sind, indem sie fast nur geradeaus schwimmen können, sind sie dafür im Laufen und



Fig. 32. Schlammpringer (*Periophthalmus*) auf den Wurzeln des Mangrovebaums sitzend.  
(Nach Thesing.)

Klettern sehr bewandert. Im Nu haben sie beim Schwimmen einen aus dem Wasser herausragenden Körpers erreicht, entweder einen Stein oder einen Baumstamm, auch können sie die glatten Aquarienwände 3—4 cm hoch hinaufrutschen. In ihrer Heimat erklettern sie die Luftwurzeln der Mangrovebäume, die meterhoch und noch höher aus dem Wasser herausragen, und bleiben hier stundenlang sitzen, ein Umstand, der schon oft zur Verwechslung dieser Fische mit Eidechsen Veranlassung gab (s. Fig. 32). Dieser ausgedehnte Landaufenthalt wird den Tieren dadurch ermöglicht, daß sie unter ihren festgeschlossenen Kiemendeckeln stets eine größere Menge Wasser mit sich führen und ihre Kiemen auf dem Trockenen ständig von Feuchtigkeit umspült sind. In ähnlicher Weise wie die Schlammpringer besitzt auch der ostindische Kletterfisch (*Anabas scandens* C. V.) die Fähigkeit, steile Abhänge und rissige Baumstämme zu erklimmen. Er bedient sich dabei der Flossenstrahlen und bestimmter Dornen am Kiemendeckel. Der Fisch gehört zu den Labyrinthfischen, besitzt Labyrinthorgane und



vermag daher direkt Luft zu atmen und infolgedessen längere Zeit auf dem Trockenen auszuhalten.

Anschließend an die Besprechung der Sprung- und Kletterfische möchte ich jene der Flugfische reihen. Wiewohl dieselben keineswegs mit Vorrichtungen zur Luftatmung oder Verhinderung einer Austrocknung des Kiemenapparates ausgestattet sind, vermögen sie doch auf kurze Zeit (bis 20 Sekunden) das feuchte Element mit der Luft zu vertauschen. Dies geschieht, wie schon der Name sagt, mittels „Fliegen“. Diese Fähigkeit ist unter den Fischen hauptsächlich auf die Vertreter der beiden Gattungen *Exocoetus* (Schwalbenfisch) und *Dactylopterus* (Flughahn) beschränkt. Diese Tiere zeichnen sich vor allen Fischen durch eine ungewöhnlich große und kräftige Entwicklung ihrer Brustflossen aus, welche beim Fluge die Stelle der Flügel vertreten. Bei vielen *Exocoeten* sind auch die Bauchflossen nach Größe, Form und Stellung wohl geeignet, als Flug- oder Tragflächen zu dienen. Die Brustflossen erinnern nach Ahlborn, wenn sie beim Schwimmen dicht zusammengefaltet an der Seite des Körpers liegen,



Fig. 33. Fliegender Fisch, *Exocoetus volitans* L. (Aus Hesse.)

an die Flügel der Schwalben; werden sie aber vollständig entfaltet, dann haben sie bedeutend an Breite gewonnen (s. Fig. 33). Von einem echten Fluge, wie bei Vögeln, kann aber bei den genannten Fischern nicht die Rede sein. Die „Flügel“ sind hier nichts anderes als ein Fallschirm, der während des Fluges wohl ausgespannt, aber nicht auf- und abgeklappt werden kann.

Es läßt sich dieser Flug mit jenem eines Papierdrachens vergleichen; wie der Zug der Drachenschnur die Drachenfläche stets gegen den Wind hält, so wird auch die Flosse durch die Spannung bestimmter Brustmuskeln gleichmäßig und ruhig im Winde festgehalten. Dabei können nur ganz geringe aktive Flossenbewegungen durch seitliche Bewegungen stattfinden, die aber nur unmerklich auf den Verlauf der Flugbahn einwirken, da sie nicht imstande sind, die hebende Wirkung des Luftwiderstandes so weit zu steigern, daß dadurch der Fischkörper energisch aus seiner Bewegungsrichtung gedrängt werde. Der Flug beginnt damit, daß sich der Fisch mit einem kräftigen Schwimmschlag seines Schwanzes aus dem Wasser schnellt und die Flossen ausbreitet. Er schießt hierauf mit großer Geschwindigkeit und gewöhnlich unter kleinem Elevationswinkel aus dem Wasser hervor. Gegen den Wind legt er Strecken von über 100 m zurück, wobei auf bewegter See die Flugstrecke der Oberfläche der Wellenberge und -täler folgt. Dabei

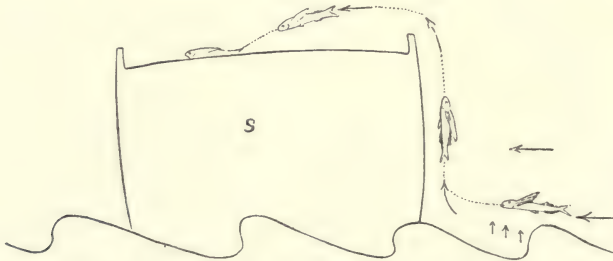


Fig. 34. Querschnitt eines Schiffes (S), das ebenso wie die Wellen viel zu klein dargestellt ist im Verhältnis zur Bahn eines Exocoetus, der auf das Deck geführt wird. Die größeren Pfeile bezeichnen den Gang des Windes an der Windseite des Schiffes, die kleineren die Luftströmungen, welche in den Wellentälern emporsteigen. (Nach Möbius.)

steigt die Flugbahn nur etwa 1 m über die Oberfläche des Meeres hervor. Am Abend und zur Nachtzeit kann indes die Flugbahn 5—6 m Höhe erreichen. Interessant ist dabei die Tatsache, daß die Fische, sofern ihre Flugstrecke ein Schiff kreuzt, ans Deck desselben kommen, indem sie der Luftdruck dahin hebt (Möbius, s. Fig. 34). Auch soll, wie Ahlborn annimmt, das Licht des Schiffes für die Flugrichtung maßgebend sein, welches die Fische anlockt. Fallen nämlich zur Nachtzeit Lichtstrahlen ins Wasser, so schwimmt der Fisch rapide dem Lichte entgegen und erhebt sich zum Fluge. Infolge der Brechung aber, welche das Licht beim Übergang aus der Luft ins Wasser erleidet, weicht nun die Flugbahn in der Luft von Anfang an von der Bahn der Lichtstrahlen ab: der Elevationswinkel der Flugbahn ist größer als der der Lichtstrahlen und der Fisch erreicht so, ohne es zu wollen, eine Flughöhe, die ihn auf das Schiff befördert.

Hat der Fisch den Kulminationspunkt seiner Flugbahn erreicht, so schwebt er allmählich wieder abwärts, so daß der absteigende Ast der Bahn länger zu sein pflegt als der ansteigende. Hierbei sinkt mit abnehmender



Fluggeschwindigkeit der Schwanz mehr und mehr herab, so daß die Längsachse des Körpers mit der Fluglinie einen wachsenden Winkel bildet.

Der Nutzen, den die fliegenden Fische von ihrem Fluge haben, besteht darin, daß sie den Nachstellungen ihrer Feinde, zu denen die Delphine, Boniten und Doraden gehören, entgehen. Freilich werden sie dann oft genug eine Beute der Möwen. Daß sie aber auch aus Übermut, zum Spiel oder selbst jagend aus dem Wasser emporschnellen, ohne dazu durch Gefahr und Verfolgung veranlaßt zu sein, ist ebenso selbstverständlich.

Wie erwähnt, gehören zu den fliegenden Fischen hauptsächlich die beiden Gattungen *Exocoetus* und *Daktylopterus*. In ähnlicher Weise soll mit Flugvermögen ebenfalls ausgestattet sein die Flugbarbe (*Nuria danrica* Bl.), ein kleiner, von Aquarienliebhabern geschätzter Zierfisch, welcher infolge einer Verbreiterung seiner Brustflossen sich über den Wasserspiegel emporzuschnellen, zu „fliegen“ vermag. Doch wird von verschiedenen Autoren, B a d e u. a., dieses „Fliegen“ in keiner Weise mit jenem der Flugfische identifiziert. Auch ein anderer Zierfisch, der Schmetterlingsfisch (*Pantodon buchholzi* P.) soll nach A r n o l d die Fähigkeit besitzen, sich mit Hilfe der flügelartigen Brustflossen über den Wasserspiegel zu erheben.

---

### III. Die Lebensäusserungen der Fische in Beziehung zu anderen Lebewesen.

#### A. Gleicher Art.

##### 1. Die Fortpflanzung der Fische.

Das Leben jedes Individuums setzt sich nach seinem Tode in seinen Nachkommen fort. Man hat daher die Fortpflanzung ein Wachstum über die Grenze des Individuums bezeichnet.

Die Fortpflanzung der Fische ist, wie schon im Kapitel über die Geschlechtsorgane hervorgehoben worden ist, eine bisexuelle, d. h. es müssen zur Hervorbringung eines neuen Individuums weibliche Eier mit männlichen Spermien vereinigt werden. Es müssen also die männlichen Fische (Milchner ♂) die weiblichen Artgenossen (Rogner ♀) aufsuchen und sich beide gemeinschaftlich dem Laichakt hingeben. Dieses Laichgeschäft wird in der Regel jedes Jahr wiederholt; eine Ausnahme machen die Neunaugen (Cyclostomen) und die Aale (Anquilluliden), die wahrscheinlich nur einmal in ihrem Leben der Fortpflanzung obliegen und danach absterben.

Wie bei den höheren Wirbeltieren, so treten auch bei den Fischen in Korrelation mit der Reifung der Geschlechtsdrüsen — dieselbe erfolgt beim Männchen in der Regel im dritten, beim Weibchen im vierten Lebensjahre — die primären Geschlechtscharaktere auf. Als solche sind die Kopulationsorgane der viviparen Fische, die Begattungsorgane der Rochen und Haie, von denen oben bereits die Rede war, die Lege- röhre der Bitterlinge u. a. zu nennen. Neben diesen primären Geschlechtscharakteren oder Merkmalen unterscheidet man noch die sekundären, welche mit dem eigentlichen Begattungsakt direkt nichts zu tun haben, sondern ihn nur indirekt fördern, indem sie bei der Auffindung des anderen Geschlechts behilflich sind, dessen geschlechtliche Erregung fördern, zur Abwehr von Nebenbuhlern usw. dienen. Zu diesen sekundären, ausnahmslos den Männchen zukommenden Geschlechtsmerkmalen gehört in erster Linie das bunte Hochzeitskleid vieler Fische; ferner ist hierher zu rechnen die Vergrößerung gewisser Flossen und Verdickung ihrer Randstrahlen (s. S. 72), die Aufwärtskrümmung des Unterkiefers oder die Bildung des



sogenannten Hakenmauls (bei Salmoniden), warzenförmige Erhebungen der Haut oder der Perlausschlag (bei Cypriniden), stärkere Ausbildung der Bauchpanzerplatten (bei Welsen) und der Hautzähne (bei Rochen) u. a. Diese Merkmale treten an dem männlichen Individuum meistens erst auf, wenn es in Geschlechtsreife tritt, um nach dem Laichakt wieder zu verschwinden, oder sie bleiben dann zeitlebens bestehen, so daß man dann mit Leichtigkeit schon von weitem die Geschlechter unterscheiden kann. Das am meisten charakteristische und bekannte Merkmal ist wohl die intensive Färbung der Männchen, das Hochzeitskleid. Es steht unter Einfluß einer inneren Sekretion der Geschlechtsdrüse und nimmt, verstärkt durch geschlechtliche Erregung, satte Farbtöne an. Eine solche Farbenpracht zeigen die Männchen vieler laichenden Fische, wie der Stichling (*Gasterosteus*), Bitterling (*Rhodeus amarus* Bl.), die Pfrille (*Phoxinus laevis* Ag.), der Saibling (*Salmo salvelinus* L.), Lachs (*Trutta salar* L.), Großflosser (*Polyacanthus*); bei Meerfischen die Lippfische (Labriden), Papageifische (Scariden), Meergrundeln (Gobiiden) u. a. Nach beendeter Laichzeit blassen die satten Farben gewöhnlich ab, nur in einigen seltenen Fällen ereignet es sich, daß das Hochzeitskleid auch weiter getragen wird. Man hat nun versucht, diese Prachtfärbung mit der Lehre Darwins von der geschlechtlichen Zuchtwahl zu erklären. Indes mit wenig Erfolg; denn in den meisten Fällen findet sicherlich eine Wahl der Weibchen seitens der Männchen statt. Wir haben es im Hochzeitskleid bei den Fischen wohl zweifellos mit einer rein physiologischen und nicht biologischen Färbung zu tun.

Ein weiteres, besonders unseren einheimischen Fischen (Cypriniden) zukommendes sekundäres Geschlechtsmerkmal ist der sogenannte Perlausschlag, welcher in einer Wucherung und Verhärtung der Oberhaut in Gestalt von kleinen Körnchen besteht. Dieselben können die ganze Körperfläche überziehen oder besonders in der Kopfpartie dicht zerstreut sein, aber auch öfters den Schuppenlinien nach geordnet sein. Manche Renkenarten und besonders die Nerflinge, wie z. B. der Perlfisch (*Leuciscus Meidingeri* Heck.), erhalten durch diese Wucherungen ein eigenartiges Aussehen. Die Perlbildungen gehen nach der Laichzeit wieder spurlos zurück.

Was die Größe der Geschlechter betrifft, so scheint es, daß bei den meisten Knochenfischen (Teleostiern) das Weibchen größer als das Männchen ist. Bei vielen Zahnkarpfen (Cyprinodonten z. B.) erreicht nach Günther das Männchen nur ein Sechstel oder noch weniger von der Größe des Weibchens. Nur bei einem Knochenfische, dem Großflosser (*Polyacanthus*) ist bekannt, daß das farbenprächtige Männchen das Weibchen um ein Vielfaches übertrifft. Ähnliches ist bei Haien, Rochen und Schmelzschuppen beobachtet worden, doch fehlen darüber genauere Daten.

Über das Zahlenverhältnis der Geschlechter ist ebenfalls nur

wenig Sicheres bekannt. Im allgemeinen scheinen bei den Fischen die Männchen die Weibchen an Zahl zu übertreffen. Nimmt man die Zahl der Weibchen als 100 an und berechnet die entsprechende Zahl der Männchen, so ergibt sich als Verhältnis beim Hering (*Clupea harengus* L.) 101, bei der Sardine (*Engraulis encrasicolus* L.) 115, beim Angler (*Lophius piscatorius* L.) 385, beim Koppen (*Cottus gobio* L.) 188; dagegen soll es beim Dorsch (*Gadus morrhua* L.) 75, bei der Makrele (*Scomber scomber* L.) 85,5, beim Schellfisch (*Gadus aeglefinus* L.) 53, bei der unechten Kliesche (*Hippoglossoides limandoides* Bl.) nur 12, für den Schlammpeitzger (*Cobitis fossilis* L.) 11, für den Flußbarsch (*Perca fluviatilis* L.) 2—10 sein (nach H e s s e). Interessant gestaltet sich dieses Verhältnis bei der Scholle, wie aus den Untersuchungen von S c h r o d t m a n n und H e f f o r d hervorgeht. Bei jungen Tieren von 6 bis 7 cm Länge gestaltet sich das Verhältnis zwischen Männchen und Weibchen wie 6 : 4. Je größer die Schollen werden, um so mehr verschiebt sich dann das Sexualitätsverhältnis zugunsten der Weibchen. Von ganz großen Fischen, die eine Länge von 67 bis 70 cm erreichen, sind bis jetzt nur Weibchen bekannt geworden. Als Erklärung dieser Erscheinung führt H e f f o r d vorerst an das frühere Eintreten der Männchen in die Geschlechtsreife, was zur Erhöhung des Sexualitätsverhältnisses zugunsten der Männchen beiträgt; für das Abnehmen bzw. Ausbleiben der Männchen bei erwachsenen Tieren wird dagegen die größere Mortalität der Männchen angeführt, über deren Ursache nichts bekannt ist.

Die Fruchtbarkeit der Fische wird von verschiedenen Faktoren beeinflusst, von denen besonders der Sauerstoffgehalt des Wassers und die Ernährung hervorzuheben sind. Besonders letztere übt auf die Produktion der weiblichen Keimdrüsen einen überraschenden Einfluß aus. So konnte R a v a r e t - W a t t e l durch variierte Fütterungsversuche an Bachsaiblingen (*Salmo fontinalis* Mitsch.) gleichen Alters und gleicher Provenienz zum Schlusse kommen, daß mit einer reichlichen Nahrungsaufnahme nicht nur eine beträchtliche Beschleunigung der Geschlechtsreife Hand in Hand geht, sondern auch die individuelle Produktion von Geschlechtszellen erheblich gesteigert wird. Denn es enthielten die Weibchen der meistgefütterten Abteilung durchschnittlich 910 reife Eier, die der zweiten (mit der Hälfte Futter aufgezogen) 520, und die der dritten (mit einem Viertel der ersten Ration gefüttert) nur 405 Eier. So sehr die Zahlen für eine reiche Fütterung sprechen, muß aber hier vor einer Mästung gewarnt werden; denn ist einmal das Optimum der Ernährung in bezug auf den Fruchtbarkeitseffekt überschritten, dann ist die Gefahr einer fettigen Degenerierung der Geschlechtsprodukte leicht gegeben und die Fische werden unfruchtbar. Die Versuche von R a v a r e t - W a t t e l ergaben noch ferner das Resultat, daß von den drei Abteilungen (Saiblingen) die erste 70 % Weibchen mit reifen Eiern, die zweite dagegen nur 25 % und die dritte 16 % enthielt.



Weit entfernt, diese Ergebnisse anzuzweifeln, möchte ich indes vor einer Verallgemeinerung dieser überraschenden Resultate warnen. Die Frage der Sexualitätsbestimmung bei Fischen ist noch lange nicht gelöst, hier müssen erst noch jahrelange Versuche einsetzen.

Einen glücklichen Anfang in dieser Beziehung machte *Thumm*. Er teilt mit, daß er bei Zuchtversuchen mit lebendiggebärenden Kärpflingen (*Cyprinodonten*) eine Einwirkung auf das Geschlecht der Nachkommenschaft erhalten hat. Zu diesem Zwecke paarte er ein starkes dreijähriges Weibchen von *Cichlasoma nigrofasciatum* G. mit einem einjährigen Männchen. Von 800 erhaltenen Nachkommen waren nicht 50 Weibchen. Dasselbe Männchen im nächsten Jahre (also zweijährig) mit einem einjährigen Weibchen gepaart, brachte unter 400 Nachkommen 300 Weibchen. Dieselben Zuchtergebnisse erhielt *Thumm* auch bei anderen Cichliden, bei Haplochilen, Barben u. a. Es geht aus ihnen hervor, daß ältere starke Weibchen mit jüngeren, schwächeren Männchen verpaart in der Nachzucht vorwiegend Männchen, während ältere Männchen mit jungen Weibchen gezeitigt vorwiegend Weibchen hervorbringen. Derselbe Erfolg, der hier durch Paarung verschieden alter Tiere erzielt wurde, kam auch bei Paarung gleichalteriger, aber verschieden groß gewordener Tiere zustande. Es ergaben nämlich große starke Weibchen, gepaart mit kleinen Männchen, vorwiegend Männchen, während eine Paarung mit größeren Männchen die Bildung von Weibchen begünstigte. Es scheint demnach bei Fischen, ähnlich wie dies *Hertwig* bei Fröschen nachgewiesen hat, die Geschlechtsbildung nicht so sehr von äußeren Faktoren (Ernährungs- und Temperaturbedingungen), als vielmehr von dem relativen Reifezustand der Geschlechtszellen abhängig zu sein.

Sind die Geschlechtsprodukte zur Ablage reif, dann treffen die Fische Vorkehrungen, sich ihrer zu entledigen. Sie suchen zu diesem Zwecke geeignete Laichplätze auf, zu deren Erreichung oft große Wanderungen notwendig sind. Über diese wird weiter unten noch ausführlich die Rede sein. Wenn auch die Laichzeit für jede Fischart bestimmten Regeln unterworfen ist, so wechselt ihr Eintritt und ihre Dauer in ziemlich bedeutenden Grenzen. Im allgemeinen pflegt man die Fische nach ihrer Laichzeit in drei Kategorien einzuteilen, nämlich in Winter-, Frühjahrs- und Sommerlaicher. Um nur einige Beispiele hervorzuheben, fällt die Laichzeit der meisten Salmoniden in den Winter; nur Regenbogenforelle (*Trutta irridea* W. Gibb.), Huchen (*Salmo hucho* L.) und Äsche (*Thymallus vulgaris* Nils) sind ausgesprochene Frühjahrslaicher. Die große Schar der Weißfische (*Cypriniden*) sind dagegen vornehmlich Sommerlaicher.

Ähnliche Unterscheidungen trifft man bei Seefischen, deren Fortpflanzung, zumal was die Nutzfische betrifft, durch die großzügigen Forschungen der Helgoländer Station ermittelt worden ist. So laichen nach *Ehrenbaum* die Scholle (*Pleuronectes platessa* L.) und die Flunder (*Pleuronectes flesus* L.)

in den Wintermonaten, während die Seezunge (*Solea vulgaris* Qu.), der Steinbutt (*Rhombus maximus* L.), der Glattbutt (*Rhombus laevis* R.), die Kliesche (*Pleuronectes limanda* L.), Makrele (*Scomber scomber* L.) u. a. Frühjahrslaicher sind.

Die Mehrzahl der Fische ist mixogamisch. Ein Weibchen wird in der Regel von mehreren Männchen befruchtet (Polyandrie); doch kann natürlich ein Männchen auch mehrere Weibchen besitzen (Polygynie). Polygam ist z. B. der Stichling (*Gasterosteus*), welcher mehrere Weibchen



Fig. 35. Lachsmännchen (*Trutta salar* L. F.) im Kampfe. (Nach Hesse.)

in sein Nest lockt und hier zur Eiablage veranlaßt (s. weiter unten). Einige Teleostier, wie die Schlangenköpfe (*Ophiocephaliden*) und wahrscheinlich alle Haie (*Selachier*), sollen nach G ü n t h e r dagegen monogam sein. Dabei soll die Verbindung zwischen den Paaren nicht bloß eine temporäre sein, sondern so lange dauern, bis sie durch irgend einen Zufall getrennt werden. Monogamie wird schließlich allen lebendgebärenden Fischen (s. S. 71) zugeschrieben.

Folgen mehrere brünstige Männchen einem Weibchen, dann kommt es in der Regel unter diesen zu erregten Kämpfen, wobei die Rivalen sich gegenseitig nicht unerhebliche Verwundungen zufügen können. Wir treffen solche Kämpfe insbesondere häufig bei Salmoniden, z. B. den Lachsen (s. Fig. 35) und manchen exotischen Zierfischen. Bekannt ist insbesondere in dieser



Beziehung der Kampffisch (*Betta pugnax* G.), welcher die heißesten Kampfspiele aufführt, wobei der Fisch in schönsten Farben erstrahlt. Auch der Stichling (*Gasterosteus*) besitzt zur Laichzeit eine große Rauflust, indem er auf jeden Rivalen losstürzt und nicht früher ruht, als bis er ihn vertrieben hat.

Mit den Liebeskämpfen ist aber der Besitz des Weibchens in den meisten Fällen noch nicht erzielt. Ihnen müssen vielfach Bewerbungskünste oder Liebesspiele nachfolgen. Diese zielen darauf hin, das Weibchen möglichst zu erregen und dem Geschlechtsakte willig zu machen. Hierher gehört das „Reiben“ der Fische, indem sie in eleganten Schwimmbewegungen aneinander vorüberfahren und sich dabei gegenseitig an Bauch und Seitenflächen berühren (Cypriniden). Hierher zählt ferner das „Schieben und Drängen“, mit dem der Stichling das Weibchen zur Eiablage in das Nest treibt. Die Liebes- oder Brunstspiele lassen sich insbesondere bei Zierfischen in Aquarien leicht beobachten. Solche sind von den meisten Arten in der Literatur beschrieben worden. Hier sei das Spiel der Makropoden zunächst kurz erwähnt. Das Männchen zieht unter dem Neste unter oftmaligem Aufspreizen seiner Flossen elegante Kreise um das Weibchen, das die Flossen an den Körper anlegt und sich ruhig verhält oder aber sich schräg legt und umgekehrt die gleichen Bogen beschreibt. Dabei steigert sich die Erregung auf das höchste. Das Männchen nähert sich schließlich mit gespreizter Rücken- und Afterflosse dem Weibchen und versetzt ihm Stöße und Püffe, bis es sich endlich auf die Seite legt und zur Laichabgabe bereit macht. In ähnlicher Weise schildert *P o t e m b a* das Liebesspiel bei der Barbenart *Danio rerio* H. „Das kräftigste Männchen hetzt die Nebenbuhler in das Pflanzendickicht. Darauf jagt es das Weibchen unter mehrmaligen Püffen in die Seiten- und Aftergegend aus seinem Schlupfwinkel, und nun beginnt ein toller Wirbeltanz, bei welchem das Weibchen unablässig vom Männchen Püffe in die Bauchgegend erhält und dabei beide Fische sich wiederholt aneinander reiben. Sobald eine dieser Wirbeltouren bis in die Ecke des Aquariums gelangt, hebt das Männchen das Weibchen nach einem Anlauf von unten vermittle der Stirn blitzschnell bis dicht unter den Wasserspiegel, wo sich beide einen Moment heftig zappelnd drehen. Das sind die Vorübungen zum Laichen oder Liebesspiele, die sogenannten ‚Scheinpaarungen‘. Erst nach diesen findet dann eine Laichabgabe in Intervallen statt.“

Zum Schlusse seien noch einige Beobachtungen an Büschelkiemern (Lophobranchiern) wiedergegeben. Nach *G u d g e r* schwimmen Weibchen und Männchen der Seenadel (*Syngnathus*) in nahezu vertikaler Haltung mit vorgebogenem Kopfe und Oberkörper nebeneinander, wobei das Männchen das Weibchen mit der Schnauze am Bauch streichelt und es dadurch zur Eiablage reizt. Männchen und Weibchen vom Seepferdchen (*Hippocampus*)

halten sich in aufrechter Stellung mit den Schwänzen aneinander und führen pickende Bewegungen gegen den Kopf des anderen Tieres aus, während das Männchen den sonst stets verschlossenen Eingang zur Bruttasche bis auf Erbsengröße erweitert. Hierauf erfolgt die Begattung.

Fig. 36 gibt ferner ein Koppelpärchen (*Cottus gobio* L.) beim Liebespiel nach einer Beobachtung von Buschkiel wieder.

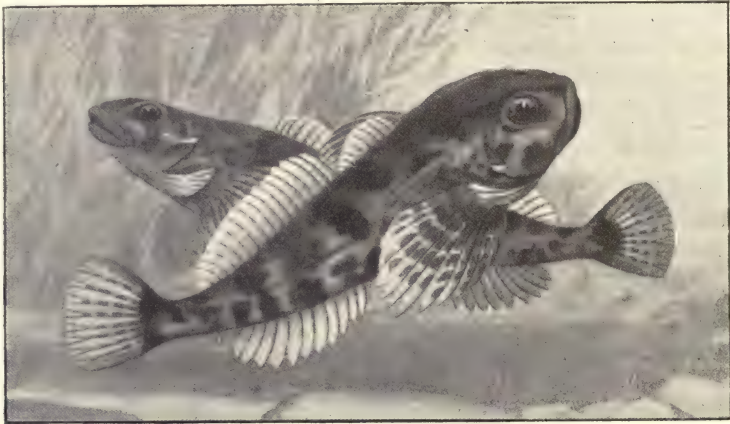


Fig. 36. Koppeln (*Cottus gobio* L.) beim Liebespiel.  
Aus den Blättern für Aquarien- und Terrarienkunde.

Die Befruchtung der Eier ist bei den Fischen in den meisten Fällen eine äußere; die von den Weibchen abgelegten Eier werden seitens der Männchen befruchtet, indem diese das Sperma ins Wasser entleeren, wobei dieses als Träger dient. Im allgemeinen reicht eine geringe Menge Samenflüssigkeit hin, um eine größere Anzahl von Eiern zu befruchten. Auf dieser Erkenntnis basieren die günstigen Erfolge der künstlichen Fischzucht (s. S. 165 f.).

Neben der äußeren Befruchtung unterscheidet man bei einigen lebendgebärenden Fischen eine innere; sie setzt eine regelrechte Begattung voraus. Dieselbe besteht in der Regel in einer innigen Vereinigung beider Geschlechter, wobei das Kopulationsorgan zur Reizung und Übertragung des Samens in die weiblichen Geschlechtswege eingeführt wird. Die Dauer der Begattung ist sehr verschieden, desgleichen die dabei eingenommene Stellung, welche der gegenseitigen Lage der Geschlechtsöffnungen der Kopulierenden entspricht.

So dauert die Kopulation bei den meisten lebendgebärenden Zahnkarpfen (Cyprinodonten) nur Augenblicke. Das Sperma stellt bei ihnen nach Marré milchweiße, ellipsoide Spermatozeugmata (Spermapakete s. S. 72) dar. Die Spermien werden von einem Kitt, der in den Hoden gebildet wird, zusammengehalten und dann bei der Ejakulation paketweise ausgestoßen.



Das Festkleben des Ejakulats in der weiblichen Geschlechtsöffnung bedingt das richtige Einführen des Spermata, die sonst ins Wasser gelangt, vollkommen zugrunde gehen würden. Sind die „Pakete“ richtig gegen die Geschlechtspapille „abgeschossen“, so gelangen sie durch Bewegungen der Leibeswand des Weibchens und Herstellung eines Vakuums in die Leibeshöhle des Weibchens hinein, wo die Befruchtung der Eier erfolgt. Ist die Begattung bei den meisten Zahnkarpfen eine augenblickliche, so dauert sie bei einer Art derselben, nämlich *Fitzroyia lineata* Jen., nach Schreitmüller längere Zeit, da das Männchen sein mit einem Haken versehenes und nach oben gebogenes Kopulationsorgan nicht sofort aus der weiblichen Geschlechtsöffnung herausziehen kann, sondern hierin hängen bleibt. Nur durch eine jähe, rasche Drehung des Weibchens kann das Männchen wieder abgestreift werden.

In ähnlicher Weise wie bei den Cyprinodonten findet die Kopulation bei einigen Haien und dem Zitterrochen statt. Die männlichen Tiere unterscheiden sich, wie bereits auf S. 72 ausgeführt worden ist, schon dadurch, daß einige Raden der Bauchflossen gewaltig vergrößert und zu einem männlichen Begattungsorgane (*Myxipterygium*) ausgebildet sind. Nach Beobachtungen von Bolau „schlingt sich während der Begattung das Männchen quer um das Weibchen herum in der Weise, daß der Schwanzteil des Männchens sich von der rechten Seite des Weibchens her über den Rücken desselben hinwegkrümmt, während von der linken Seite des Weibchens der Vorderteil des Männchens sich nach oben und etwas von hinten in der Weise um das Weibchen schlingt, daß der Kopf des Männchens über seinen



Fig. 37. Haie (*Scyllium*) in Kopulation. (Nach Bolau.)

Schwanzteil weg zu liegen kommt“ (s. Fig. 37). Dabei wird das Begattungsorgan in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt. Die Begattung dauert etwa zwanzig Minuten.

Der zeitliche Abstand zwischen Begattung und Befruchtung ist sehr verschieden und hängt hauptsächlich von der Widerstandsfähigkeit und Lebensdauer der Spermata außerhalb des Hodens ab. Dieselbe ist bei

jenen, die ins Wasser gelangen, eine verhältnismäßig kurze und beträgt etwa eine halbe bis fünf Minuten (s. S. 71). Bei den lebendgebärenden Fischen indes können sich die Samenfäden lange Zeit im Körperinneren lebensfähig erhalten. Wenigstens ist bekannt, daß bei den Zahnkarpfen auf Grund einer nur einmalig vorausgegangenen Dauerbefruchtung sechs und mehr Embryonenwürfe erfolgen können.

Erfolgt die Eiablage in der Regel unter dem reizenden Einflusse des Männchens, so sind doch Fälle zur Beobachtung gelangt, wo sich das Weibchen allein seiner Bürde entledigt (Flußbarsch, Maulbrüter). Solche Eier sind aber meistens überreif und befruchtungsunfähig..

Viele Süßwasserfische setzen ihren Laich an jener Stelle ab, wo sie sich gerade befinden, andere suchen zur Ablage ihrer Eier günstige Laichplätze aus (s. Wanderungen), indem sie entweder seichte und warme Stellen im Wasser bevorzugen (Weißfische), oder Plätze mit bestimmten Wasserpflanzen wählen, wie z. B. die Bodenrenken die Armleuchtergewächse, Brachsen die Wasseraloe u. a., um daran ihre Eier anzukleben. Ein großer Teil liebt dagegen das kalte strömende Wasser der Gebirgsbäche, in dessen Bodengrund die Eier nach der Befruchtung eingegraben werden (Forellen, Lachse). Sehr verschieden ist die Eiablage selbst. Entweder werden die Eier einzeln abgelegt, um infolge ihres größeren spezifischen Gewichts sogleich zu Boden zu sinken oder längere oder kürzere Zeit sich im Wasser frei schwebend (pelagisch) zu erhalten und erst mit Wachsen des Embryo den Grund zu erreichen (Renken, Rutte). Oder es bildet der Laich zusammenhängende Klumpen oder bandförmige Massen, die an submersen Wasserpflanzen oder Steinen befestigt werden (Perciden).

Ähnlich wie bei den Süßwasserfischen findet auch bei Meerfischen die Eiablage entweder im freien Wasser oder am Küstengrunde statt. Pelagische oder frei flottierende Eier besitzen nach Ehrenbaum die meisten der bekannten Nutzfische, wie Scholle, Flunder, Seezunge, Makrele, Sprott, Sardelle u. a., während die Eier vom Seeskorpion (*Cottus scorpius* L.), Lumpfisch (*Cyclopterus lumpus* L.), Stichling (*Gasterosteus*), Hering (*Clupea harengus* L.) u. a. an festen Gegenständen abgelegt werden, also zu den festsitzenden Eiern gehören. Fig. 38 veranschaulicht einen etwa nußgroßen Eierklumpen von *Cyclogaster liparis* L., welcher auf dem Stock des Hydroidpolypen *Obelia* festen Fuß gefaßt hat.

Die pelagischen Eier werden teils in großen Tiefen abgelegt, wie dies bei den Tiefseefischen (beim Aal 1000 m) der Fall ist, teils aber in den oberflächlichen Schichten oder geringen Tiefen von 20 bis 40 m (bei den häufigsten Nutzfischen). Zur Verringerung ihres spezifischen Gewichts sind sie meistens mit einem oder mehreren Öltropfen ausgestattet, deren Größe und Zahl die Artbestimmung erleichtert. Aus gleichem Grunde besitzen einige Arten Schwebeeinrichtungen; so sind die Eier der Makrelenhechte (*Scomber-*



esociden) mit Fadenanhängen ausgerüstet (s. Fig. 39), welche keineswegs „zum Befestigen der Eier untereinander und am Grunde dienen, sondern

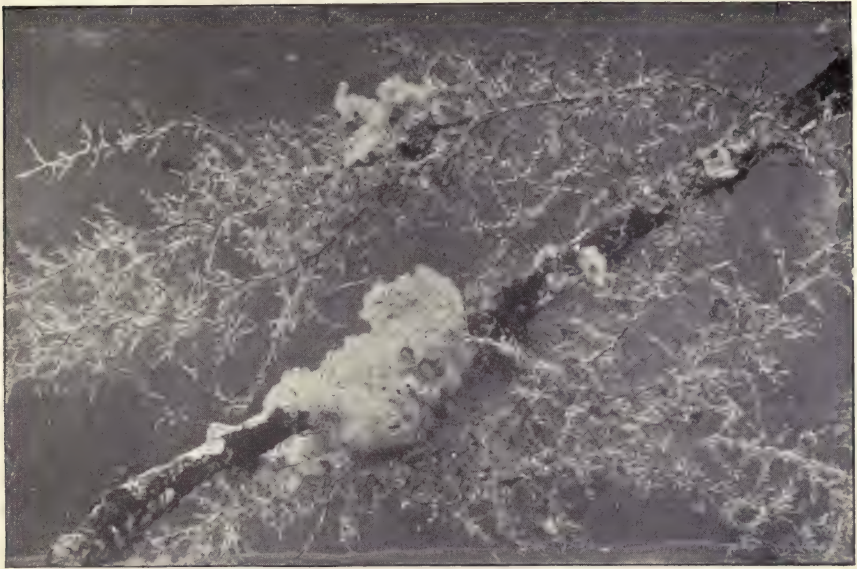


Fig. 38. Eierklumpen von *Cyclogaster liparis* L. auf *Obelia*. (Nach Ehrenbaum.)

zu steif abstehenden Borsten umgestaltet die Schwebefähigkeit der Eier erhöhen“ (Lohmann).

Über die Verbreitung der pelagischen Eier liegen von Ehrenbaum und Strodtnann wertvolle Untersuchungen vor, die nach Methoden der Hensen-Apsteinschen Planktonforschung gewonnen wurden. So konnte festgestellt werden, daß die frisch abgelegten Eier im allgemeinen das spezifische Gewicht des Wassers haben, in dem sie sich aufhalten. Da mit der Entwicklung des Embryos das spezifische Gewicht zunimmt, sinken die Eier in tiefere Schichten; daher findet man sie in der Nordsee in den tieferen Schichten, während in der salzarmen östlichen Ostsee Fischeier nur noch an wenigen tiefen Stellen in den dort angehäuften salzreichen Wasserschichten über dem Boden sich vorfinden. Auch spielen bei der vertikalen Verbreitung der Fischeier die Strömungsverhältnisse eine bedeutende Rolle. Quantitative Untersuchungen ergaben für die Verbreitung einige interessante Zahlen. Hiernach wurden in der Nordsee unter anderem pro Quadratmeter Meeresfläche gefangen im Maximum an Eiern der Kliesche

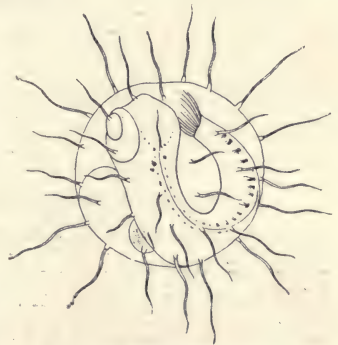


Fig. 39. *Scomberesocidenei*.  
(Nach Lohmann.)

(*Pleuronectes limanda* L.) etwa 1000, vom Dorsch (*Gadus morrhua* L.) 377, vom Steinbutt (*Rhombus maximus* L.) 36, Scholle (*Pleuronectes platessa* L.) 576, vom Sprott (*Clupea sprattus* L.) 433, von der Makrele (*Scomber scomber* L.) 153 usw. Die Methoden der Planktonforschung gewinnen für die Seefischerei eine große Bedeutung, da man nur auf Grund einer genauen Kenntnis der Verbreitung und Menge der Fischeier einen sicheren Rückschluß auf die Laichplätze, Laichzeiten und die Menge, in der die Nutzfische die Meere bevölkern, ziehen kann.

Die meisten Fische kümmern sich nach der Laichabgabe nicht weiter um das Schicksal ihrer Eier und Nachkommenschaft. Ja, es gibt nicht wenige, die an ihren eigenen Laichprodukten Kannibalismus ausüben, indem sie dieselben gerne verzehren. Die Laichfische müssen daher, wo es geht, rechtzeitig entfernt werden (z. B. Karpfen u. a.).

Im Gegensatz zu diesen Fischen treten eine Reihe von marinen und Süßwasserfischen auf, welche ihrem Gelege und ihrer Nachkommenschaft eine besondere Sorge angedeihen lassen. Sie bauen mehr oder weniger kunstvolle Nester zur Aufnahme der Eier und üben eine oft sehr intensive Brutpflege aus, welche bei einigen Arten so weit geht, daß sie ihre ausgeschlüpfte Brut noch längere Zeit herumführen und gegen jeden Feind (s. Fig. 40) beschützen. Andere verbergen die Eier in eigenen körperlichen Behältern (Bruttaschen, Maul), in denen sie bis zur vollständigen Entwicklung des Embryos verbleiben und die selbst von den jungen Fischchen bei drohender Gefahr noch lange aufgesucht werden. Auffallenderweise sind es im allgemeinen besonders die Männchen, die sich der Brutpflege widmen. Nur in einigen wenigen Fällen übernehmen auch die Weibchen die Sorge um die Nachkommenschaft (*Solenostoma*, *Chaetostomus*, *Aspredo*).

Wenn wir zunächst unsere einheimischen Süßwasserfische betrachten, so üben schon die Forellen, wenn auch in primitivster Weise, eine Art Brutpflege aus, indem sie ihren Laich in Sand- oder Steingruben am Grunde der Gewässer absetzen und diese wieder mit Sand und kleinen Steinen zudecken. Damit ist allerdings die ganze Brutpflege beendet und die Eier werden ihrem eigenen Schicksale weiter überlassen.

Vollkommener ausgebildet ist die Brutpflege schon beim Kaulkopf (*Cottus gobio* L.) und Zander (*Lucioperca sandra* Cuv. u. Val.) Die Männchen der ersteren bauen ein einfaches Nest aus Steinchen, und der Laich wird ebenfalls von diesen sehr energisch bewacht. In ähnlicher Weise verteidigt das Weibchen des Zanders die in eine primitive Grube abgelegten Eier. Der interessanteste und zugleich wohl vollkommenste Fall von Brutpflege findet sich beim Stichling (*Gasterosteus*). Das Männchen baut zur Laichzeit aus Pflanzenteilen ein sehr kunstvolles und festes Nest, dessen Bestandteile mittels Schleimfäden, die ein Sekret seiner Niere darstellen und im Wasser erhärten, fest miteinander verbunden werden. Das walnuß-



große Nest wird durch Einzwängung des Kopfes bis zu den Brustflossen ausgehöhlt, dadurch vergrößert und erhält zum Schlusse zwei Öffnungen. Das vollendete Nest wird oft bis zur Laichabgabe einen Monat lang bewacht, instand gehalten und vermittelt „Spielen“ der Brustflossen durchlüftet, als ob es bereits besetzt wäre. In dieses lockt das Männchen nacheinander einige Weibchen, befruchtet deren Eier und nun beginnt die eigentliche Brutpflege. Das Männchen schließt die eine Öffnung des Nestes und stellt sich vor der anderen als Wachtposten auf, um jeden nahenden Feind durch



Fig. 40. *Geophagus brachyurus*, Männchen mit Jungen. (Aus Thesing.)

heftigen Angriff zu vertreiben. Dabei wird durch emsiges „Spiel“ der Flossen dem im Nest befindlichen Laich stets frisches Wasser und damit neuer Sauerstoff zugeführt. Nach dem Ausschlüpfen der Jungen hütet das Männchen dieselben noch einige Tage und bringt die anfangs noch sehr hilflosen Tiere im Maul ins Nest zurück. Ähnlich wie der gewöhnliche Stichling baut auch der Seestichling (*Gasterosteus spinachia* L.) ein Nest. Die Männchen dieser Art spinnen im April und Mai Algenbüschel zu Nestern zusammen, in welche die Weibchen ihre nußgroßen Klümpchen der gelbgefärbten Eier legen (s. Fig. 41).

Sehr interessante Fälle von Brutpflege finden wir bei den fremdländischen Zierfischen. Hier sind es wieder an erster Stelle die Labyrinthfische, zu denen die Makropoden, Betta, Ctenops, Polyacanthus, Osphromenus, Trichogaster u. a. gehören, die schon seit langem die Aufmerksamkeit der Züchter

erregten. Diese meist aus Indien, einzelne auch aus China, stammenden Fische bauen zur Laichzeit an der Oberfläche des Wassers sogenannte Schaumnester, welche sie dadurch erzeugen, daß sie Luft an der Wasseroberfläche einnehmen, diese im Maule mit einem speichelförmigen Sekrete umgeben und hierauf die mit dieser Masse umgebenen Luftbläschen an die Oberfläche des Wassers speien, so daß nach und nach an dieser Stelle ein Schaumblasenhaufen, ein Schaumnest, entsteht, das im Durchmesser



Fig. 41. Eiernest vom Seestichling (*Gasterosteus spinachia* L.). (Nach Ehrenbaum.)

bis 10 cm mißt und etwas über das Wasser hervorragt. In dieses Schaumnest werden die befruchteten Eier abgelegt und nunmehr vom Männchen eifrig behütet und verteidigt. Während dieser Zeit erneuert es auch fortwährend die zergangenen Luftblasen, wodurch den Eiern sowohl frisches Wasser als Luft zugeführt wird. Nach 36—48 Stunden schlüpfen die jungen Fischchen aus und bleiben im Nest hängen. Das Männchen erneuert das sich immer mehr zersetzende Nest, sammelt die aus dem Nest gefallenen Jungen und speit sie zu den anderen zurück. Nach acht Tagen beginnt das Nest sich aufzulösen und die jungen Tiere gehen allein auf Nahrungssuche aus. Damit ist die Vaterstreue beendet.



Über die biologische Bedeutung des Schaumnestes hat Köhler Untersuchungen angestellt und kommt zum Schlusse, daß dasselbe keine eigentliche „Kinderwiege“ darstelle oder als Sauerstoffspeicher diene, sondern als Schutzeinrichtung gegen allzu starke Licht- und Wärmeeinflüsse anzusehen sei, indem den Blasen eine optische Wirkung als lichtzerstreuende Linsen zukomme. Auch Roth schließt sich dieser Deutung an, wenngleich er die Eigenschaft des Nests als Wärmeschutzapparat ausgeschaltet sehen will. Der Hauptzweck des Nests besteht seiner Ansicht nach im Schutz vor greller Sonnenbelichtung; das Nest wirkt sozusagen als „Sonnenschirm“. Im weiteren konnte Treschow nachweisen, daß an den Blasenrändern eine große Anzahl von schädlichen Wasserbakterien festgehalten werden und hier zugrunde gehen, was Roth ebenfalls bestätigt. Letzterer mißt dem die Bläschenhaut umgebenden Sekret eine konservierende, sogenannte antifermentative oder fäulniswidrige Wirkung zu, „denn sonst würden zweifellos die Schaumbläschen binnen kürzester Zeit dem zerstörenden Einfluß der Bakterien erliegen bzw. in Fäulnis übergehen“.

Schaumnester sind außer bei den obengenannten Fischen noch ferner bei einem Welse (*Hoplosternum*) und dem Characiniden *Sarcodaces odoë* bekannt geworden. Gewöhnliche, d. h. primitive Nester (Einsenkungen im Boden mit vereinzelt Pflanzenteilen) besitzen außerdem die beiden Welse *Doras* und *Callichthys*, ferner *Aspro zingel* (Zingel), von marinen Vertretern die Meergrundeln (*Gobiiden*), Schleimfische (*Blenniiden*), Lumpfisch (*Cyclopterus*) u. a. Unter den Ganoiden bauen die Männchen vom Schlammfisch (*Amia*) ein einfaches Nest und bewachen dasselbe. In ähnlicher Weise legt der amerikanische Schuppenmolch (*Lepidosiren*) seine Eier in eine horizontale, mit der Oberfläche des Flußbodens durch einen vertikalen Gang in Verbindung stehende Höhle an. Das Männchen beschützt die Eier, wobei an seinen hinteren Flossen temporär lange, fadenförmige, gefäßreiche Anhänge auftreten, welche wahrscheinlich zur Atmung dienen.

Sehr interessant ist auch das Brutgeschäft bzw. die Brutpflege der als Zierfische geschätzten Cichliden (*Geophagus*, *Tilapia*, *Heros*, *Acara*, *Cichlasoma* u. a.). Diese Fische bauen im Sande Gruben, in welche sie ihre Eier legen und die sie unter beständigem Fächeln ihrer Brustflossen mit frischem Sauerstoff versehen. Von Zeit zu Zeit fertigen diese Tiere auch noch weitere derartige Gruben im Sande an, um ihre Jungen hierin „umzubetten“. Die Jungtiere werden, selbst nachdem sie das Nest schon verlassen haben, noch längere Zeit von den Elterntieren geführt und am Abend in die Nester zurückgebracht, woselbst sie bewacht werden (*Schreitmüller*). Eine besondere Brutpflege übt unter diesen Fischen der Maulbrüter (*Paratilapia*) aus. Wie schon der Name sagt, pflegt das Weibchen dieses Fisches seinen Laich nach dem Absetzen in das Maul aufzunehmen und unter steter Bewegung und Wendung so lange hier zu belassen, bis die jungen Fischchen

die Eischale verlassen haben. Sie werden hierauf von der Mutter herumgeführt, ängstlich behütet und flüchten bei drohender Gefahr sofort in das Maul der Mutter zurück. Das Weibchen sieht dann eigenartig aus, zumal die das Maul bzw. den Kehlsack füllenden Jungen die Kehle des Muttertieres unförmlich erweitern. So wird von einem Bewohner des See Tiberias, *Chromis pater familias*, berichtet, daß die Männchen oft bis 200 Embryonen in ihrem Maule beherbergen. Zu den Maulbrütern gehören ferner einige Welse (*Arius*) und insbesondere zwei tropische Barscharten, *Apogon* und *Chilodipterus* (s. Fig. 42). Andere Fische (*Nerophis*, *Gastrotocetus*, *Phyllapteryx*) benutzen als Brutbehälter ihre eigene Körperhaut, indem die Männchen sich die Eier an die weiche Bauchhaut ankleben. Beim Froschfisch (*Aspredo laevis*) weist das Weibchen am Bauche eine schwammige Schicht auf, in welche das Tier die auf den Grund des Wassers abgesetzten Eier hineindrückt. Hierauf wächst jedem einzelnen Ei ein stielartiges Gebilde entgegen, in welches ernährnde Blutgefäße eintreten; nach Entwicklung des Embryos werden Stiele und Schwammschicht wieder rückgebildet. In ähnlicher Weise besitzt der zur Familie der Seenadeln gehörende *Dorichthys* in seiner Bauchhaut eine flache Grube zur Aufnahme der vom Weibchen gelegten Eier. Bei dem im Indischen Ozean vorkommenden *Solenostoma* wird der Laich vom Weibchen zwischen den zusammengewachsenen Bauchflossen getragen.

Bei den Seenadeln (*Syngnathus*) und Seepferdchen (*Hippocampus*) übt ebenfalls das Männchen die Brutpflege aus. Bei den Seenadeln bilden sich an der Unterseite des Schwanzes zwei beständige Seitenfalten, welche den Brutraum begrenzen. Die Eier werden vom Weibchen, nachdem sich die Geschlechter bei der Paarung S-förmig umschlungen haben, mittels der Analpapille in das vordere Ende des Brutraumes hineingebracht und während der Ablage befruchtet (s. Fig. 43). Nach der Begattung werden die Eier durch schnellende Bewegungen des Männchens nach hinten in den Brutraum befördert und dadurch Raum zur Aufnahme weiterer Eier geschaffen (*G u d g e r*). Bei den Seepferdchen verwachsen die den Brutraum umgrenzenden Falten zu einem geschlossenen Sacke, welcher vorne mit einer neben dem After liegenden Öffnung, in welche auch die Urogenitalöffnung mündet, versehen ist (s. Fig. 44). Nach *F a n z a g o* werden bei einer einzelnen Kopulation immer nur wenige Eier in die Bruttasche gebracht. Diese wird erst innerhalb von drei und mehr Tagen angefüllt, wobei mehrere Weibchen nacheinander dasselbe Männchen benutzen. Sind die Eier abgelegt, so schließen sich, wie schon erwähnt, die Deckfalten der Bruttaschen über ihnen in wasserdichter Weise. Im Innern entwickelt sich hierauf eine wabige Schicht von blutgefäßreichem Bindegewebe derart, daß jedes Ei in einer besonderen Wabe isoliert und unverrückbar fixiert wird (*D u n c k e r*). Wahrscheinlich dient diese Einrichtung zur Ernährung der Embryonen,



ähnlich wie Peterson eine solche bei *Siphonostoma* mittels Diffusion aus dem Blute der Mutter durch die verdünnte Wand der Brutkammer hindurch annimmt. Nach Resorption des Dottersackes verlassen die Jungen die Bruttasche, indem sich die Mittelnäht derselben öffnet, durch einfaches Herausfallen, und kehren nicht mehr zurück. Daher ist die Angabe, daß die Jungen bei Gefahr in der Bruttasche des Vaters Schutz suchen, als Fabel zu betrachten.

Zum Schlusse möchte ich noch eine besondere Art von Brutpflege erwähnen. Wir wissen nämlich von einigen Fischen, daß sie ihre Eier im

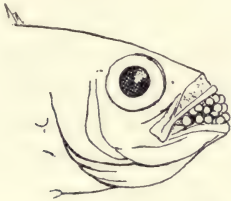


Fig. 42. *Chilodipterus* mit Eiern im Maul.  
(Nach Weber.)



Fig. 43. Seenadeln (*Syngnatus*)  
in Kopulation.

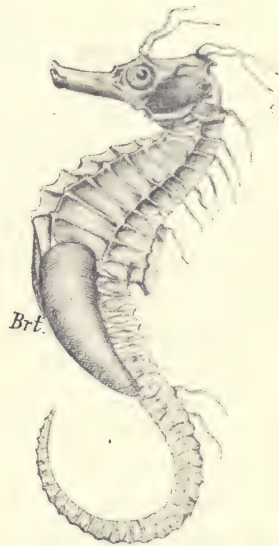


Fig. 44. Seepferdchen (*Hippocampus*),  
♂ mit Bruttasche (*Br.*).  
(Nach Claus-Grobbe.)

Inneren von Muschelschalen, Wurmrohren usw. ablegen und sie daselbst bewachen. Das bekannteste Beispiel dafür ist der Bitterling (*Rhodeus amarus* Bl.). Das Weibchen entwickelt zur Laichzeit eine etwa 5 cm lange rötliche Legeröhre und legt mittels derselben ungefähr 30—40 dotterreiche Eier in die Kiemenhöhle der Fluß- oder Teichmuschel, worin sie durch den mit dem Wasserstrom eintretenden Samen befruchtet werden. Die Eier entwickeln sich in den Kiemenkammern und die Jungen verlassen dieselben erst, nachdem sie eine Länge von 10 mm erreicht haben. Ähnlich wie der Stichling vertrauen auch einige Seefische, wie z. B. der Butterfisch (*Pholis gunellus* L.) den Austerschalen ihre Geschlechtsprodukte an.

Nestbau, Aufnahme der Eier in körperliche Brutbehälter sichern die Entwicklung der Eier bis zu einem bestimmten Grade. In direktem Zu-

sammenhange damit steht ja auch die Zahl der abgelegten Eier. Je intensiver die Brutpflege, desto geringer die Eizahl (s. S. 69). Den höchsten Entwicklungsgrad von Brutpflege und daher die kleinste Anzahl von Eiern sehen wir in der Viviparität ausgeprägt. Man pflegt dieselbe auch im Gegensatz zur äußeren Brutpflege (Nestbau, Brutbehälter usw.) als innere Brutpflege zu bezeichnen. In den meisten Fällen bildet die Leibeshöhle oder die erweiterten Genitalschläuche nur eine schützende Hülle, ohne den Embryo speziell zu ernähren. Dagegen konnte bei der Aalmutter (*Zoarces*) und den Embiotociden die Höhle des Eierstockes mit einer Nährflüssigkeit angefüllt gefunden werden, welche von den Embryonen verschluckt wird.

Auch bei *Anableps* sollen an dem Dottersacke Zotten nachgewiesen worden sein, die zum Einsaugen einer von den Eierstockwänden ausgeschiedenen Nährflüssigkeit dienen. Eine eigentliche Plazentarbildung kommt den beiden Selachiern *Mustelus laevis* R. und *Carcharias* zu; es treten nämlich an der Oberfläche des gefäßreichen Dottersackes in einer bestimmten Region Papillen auf, welche ihrer Anordnung nach an die zu Bündeln vereinigten Zotten der cotyledonen Plazenta der Wiederkäuer erinnern und in die Vertiefungen der Uteruswand hineinragen. Es entsteht die sogenannte Dotterplazenta, mittels welcher der Embryo aus dem mütterlichen Blute Sauerstoff und Nährsäfte bezieht. Bei einem Rochen (*Pteroplatea micrura* Bl. Schn.) bildet ferner die Schleimhaut des Uterus Zotten, welche durch die weiten Spritzlöcher des Embryo in dessen Schlund hineinragen und ihr Sekret direkt in die Speiseröhre des Embryo ausscheiden (Schimkewitsch).

Die Entwicklung des befruchteten Fischeies ist ähnlich wie der erwachsene Fisch selbst von bestimmten äußeren Lebensbedingungen abhängig, ohne die es nicht zur normalen Entwicklung gelangen kann. Es bedarf einer gewissen Temperatur, es benötigt reichlichen Sauerstoff, auch nimmt es Wasser auf, welches in bestimmten Fällen einen gewissen Salzgehalt innehaben muß. Derselbe wirkt, abgesehen von der Verbreitung, auch auf die Größenverhältnisse des Eies ein. So sind bei den meisten Fischen der Ostsee die Eier größer als die der Nordsee, was die Vermutung nahelegt, daß die Eier auf osmotischem Wege Wasser aufnehmen, sobald sie aus salzreicherem in salzärmeres Wasser getrieben werden. Von wesentlichem Einfluß auf die Entwicklung bzw. Dauer derselben ist die Temperatur des Wassers. Diese Frage hat besonders für die praktische Fischzucht ein großes Interesse, da der Züchter den Zeitpunkt des Auschlüpfens der Brut genau kennen muß. Die Entwicklungsdauer ist für die meisten Nutzfische bekannt geworden oder kann leicht eruiert werden. Sie beträgt bei karpfenartigen Fischen (Cypriniden) durchschnittlich nur eine Woche, bei den Salmoniden zwei bis drei Monate. Man berechnet sie



nach Tagesgraden, indem man die mittlere Temperatur des Wassers mit der Zahl der Tage, welche die Entwicklung braucht (Inkubationsdauer), multipliziert. So braucht z. B. die Forelle etwa 410 Tagesgrade, entwickelt sich also, wenn die Wassertemperatur z. B.

2° C	beträgt, in 205 Tagen = etwa 7 Monate,
5° C	„ „ 82 „ = „ 2 „ 20 Tage,
10° C	„ „ 41 „ = „ 1 Monat 10 Tage.

Auch für die marinen Nutzfische liegen Daten vor. Während man bei Süßwasserfischen bei der Berechnung der Entwicklungsdauer von der Temperaturgrenze von 0° C ausgeht, muß aber bei Seefischen mit Rücksichtnahme auf den Salzgehalt des Meerwassers von einer niedrigeren Temperatur ausgegangen werden. Diese „Schwelle“ liegt z. B. beim Dorsch (*Gadus morrhua* L.) bei — 3,6° C, beim Goldbutt (*Pleuronectes platessa* L.) bei — 2,4° C, der Flunder (*Pleuronectes flesus* L.) bei — 1,8° C. Auf diese Weise betragen z. B. nach Reibisch beim:

#### Goldbutt:

bei einer Temperatur:	die Tagesgrade:	die Inkubationsdauer:
6° C	153,3	18 $\frac{1}{3}$ Tage
8° C	149,1	14 $\frac{1}{3}$ „
10° C	148,8	12 „
12° C	151,2	10 $\frac{1}{2}$ „

#### Dorsch:

3° C	151,8	23 Tage
5° C	159,5	18 $\frac{1}{2}$ „
8° C	147,9	12 $\frac{2}{3}$ „
10° C	142,8	10 $\frac{1}{2}$ „
12° C	150,8	9 $\frac{2}{3}$ „
14° C	149,6	8 $\frac{1}{2}$ „

Man kann nach Heincke, die Konstanz der Tagesgrade für jede Fischspezies vorausgesetzt, auch die Dauer der Entwicklung der Eier in den verschiedenen Meeresteilen und zu den verschiedenen Jahreszeiten berechnen, wenn die mittlere Wassertemperatur für diese Zeit bekannt ist. Es läßt sich dann auch feststellen, zu welcher Zeit irgendwo auf hoher See gefischte Eier abgelegt worden sind.

Auf die einzelnen Phasen der Entwicklung kann hier nicht näher eingegangen werden. Der Embryo entwickelt sich auf dem Nahrungsdotter und umwächst ihn mit seinen Bauchwänden allmählich so, daß er in die

Leibeshöhle aufgenommen wird. Doch wird zum eigentlichen Aufbau nur ein geringer Teil verwendet, während der andere Teil dem jungen Fischchen als Reservestoff in Gestalt eines Dottersackes mitgegeben wird. Derselbe kann oft so bedeutend sein, daß er an dem Leibe eine Art Bruchsack bildet. Auch wechselt er sehr an Gestalt; bei den Lachsen ist er z. B. ein zipfelförmig nach hinten gezogener Beutel, beim Hecht ist er rund, beim Bitterling (*Rhodeus amarus* Bl.) länglich, mit zwei kurzen runden Zipfeln versehen usw. Junge ausgeschlüpfte Fischchen sinken in der durch die Lage des Dottersackes bestimmten Stellung nach abwärts. Mit zunehmender Resorption des Dottersackes geht der anfangs stabile Zustand in den labilen über und die Tiere bedürfen nunmehr eigener aktiver Bewegungen zur Erhaltung desselben.

Die jungen Fischchen pflegt man allgemein als *Larven* zu bezeichnen. Der Begriff „Larve“ ist zwar morphologisch ein dehnbarer, kann indes richtig nur dort angewendet werden, wenn das junge Tier vom Elterntier in seiner Organisation wesentlich abweicht und sich einer Metamorphose unterziehen muß, um den elterlichen Formzustand zu erreichen. Als echte Fischlarven können wir aus diesem Grunde nur drei Formen ansprechen: die Larve der Neunaugen (*Petromyzonten*), die des Aales (*Anquilla*) und jene der Plattfische (*Pleuronektiden*). Die Larve des Neunauges war lange Zeit verkannt und als eigene Spezies (*Ammocoetes branchialis* Cuv.) beschrieben worden. Sie unterscheidet sich vom erwachsenen Tier durch den zusammenhängenden Flossensaum, die funktionsunfähigen Augen und den zahnlosen Mund. Nicht minder weicht die innere Organisation ab. In diesem Zustande lebt die Larve drei bis fünf Jahre lang, stets im Schlamm eingebohrt. Die Metamorphose geht nach dieser Zeit sehr rasch vor sich und vollzieht sich durch das Erscheinen der Augen, das Auswachsen des Mundes zu einem Saugmunde mit Hornzähnen und durch Trennung der einzelnen Flossenabteilungen. Zu den inneren Veränderungen gehören die Ausbildung des Zungenstempels mit seiner Bewaffnung, die Entwicklung der Geschlechtsorgane und die Neubildung eines Schlundes. Auch tritt an Stelle einer ruhigen verborgenen die parasitäre Lebensweise (s. S. 160). Ähnlich wie der Neunaugenlarve erging es jener des Aales. Sie wurde lange Zeit als eine eigene Art (*Leptocephalus brevirostris*) gehalten und beschrieben; erst *Grassi* gelang es (1893), ihre Abkunft endgültig festzustellen. Die glashelle, etwa 10 cm lange Larve besitzt die Gestalt eines Oleanderblattes, einen auffallend kleinen Kopf und läßt die Wirbelsäule noch vollständig vermissen. Sie lebt am Grunde des Ozeans, über den Laichplätzen schwebend, gehört also zu den bathypelagischen Formen. Später wandert sie nach den oberen Wasserschichten und hält sich namentlich in den nordischen Meeren in etwa 100 m Tiefe schwebend auf; bei Nacht kommt sie gelegentlich an die Oberfläche. In den nordischen Meeren hat der *Leptocephalus* mit etwa



7,5 cm den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht (Monat Juni) und beginnt seine Metamorphose, die bis zum Mai des nächsten Jahres dauert. Nach Schmidt unterscheidet man sechs Stadien der Metamorphose, welche eine Reduktion der Körperhöhe auf Kosten eines Dickenwachstums mit Pigmentierung in sich fassen. Das letzte oder sechste Stadium bildet der sogenannte Glasaal, welcher namentlich unter dem Namen „Montée“ aus den Küsten und Flußmündungen weit bekannt ist und bereits in hohem Maße dem erwachsenen Aale ähnelt. Seine Verfärbung ist fast vollendet, indem an seinem ganzen Körper dunkles Pigment aufgetreten und die frühere Durchsichtigkeit vollständig geschwunden ist. In diesem Zustande begeben sich die kleinen Aale in großen Scharen auf die Wanderung; sie verlassen das Meer und steigen in den Flüssen auf. Dabei überwinden sie

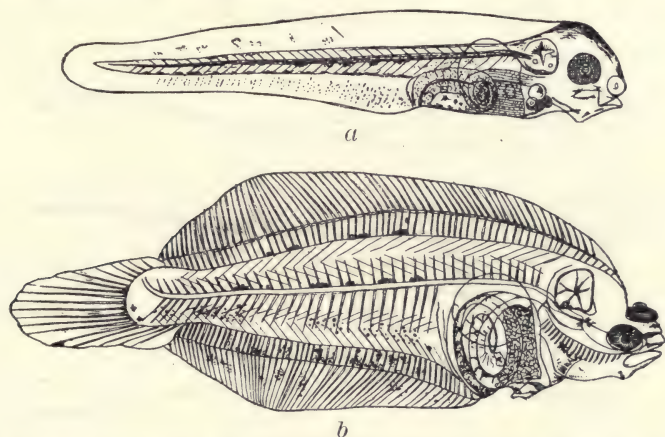


Fig. 45. Entwicklung von *Pleuronectes platessa* L. (Nach Ehrenbaum.)

*a* Larve nach Resorption des Dottersackes (Länge 7,5 mm); *b* ältere Larve mit dem Auge auf der Kante (Länge 14,8 mm).

bekanntermaßen die schwierigsten Hindernisse, schlängeln sich über schlüpfrige Wehre und erklettern steile Wände. Sie werden auf ihren Wanderungen zu Millionen gefangen und sind als Delikatesse sehr geschätzt.

Zu den Fischen mit Metamorphose gehören schließlich die Plattfische (Pleuronektiden). Die jungen Fischchen verlassen als vollkommen symmetrische Tiere das Ei. Sie sind von glasheller Durchsichtigkeit, schlanker Gestalt und als echte pelagische Organismen gewandte Schwimmer. Allmählich tritt eine Veränderung der Lebensweise ein; das Tier wird zum Bodenbewohner und verlernt das Schwimmen. Hand in Hand damit geht eine Abflachung des Körpers und zugleich die Wanderung des einen Auges über die Rückenseite des Kopfes auf die andere Körperseite (s. Fig. 45). Mit Recht weist Thilo darauf hin, daß die Schollen von vollkommen bilateralen Vorfahren abstammen. Letztere gerieten allmählich auf den flachen Sand des Meeresbodens und legten sich, da ihnen hier jede Stütze

fehlte, auf die Seite. Sie bildeten sich hier zu Seitenschwimmern aus und erfuhren jene durchgreifenden Veränderungen, wie sie sich noch heute bei den Jugendformen abspielen.

Was nun die Jugendformen aller anderen Fische betrifft, so ist man eigentlich keineswegs berechtigt, sie als echte Larven anzusehen, wenngleich sie sich in mancher Weise von den erwachsenen Tieren unterscheiden. Diese Abweichungen sind meist Einrichtungen, welche als Anpassungen an die pelagische Lebensweise der Jungfische zu deuten sind. Als auffallendste Anpassung an das Schweben werden die breiten, an die Flügel exotischer Falter erinnernden Flossen des jungen Anglers (Lophius) angesehen (Steuer). (S. Fig. 46.) Gegen diese Auffassung wendet sich neuer-

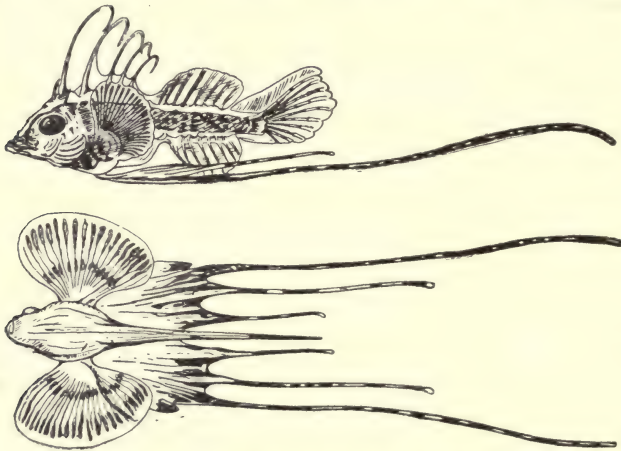


Fig. 46. Larve von *Lophius piscatorius* L. von 30 mm Länge, von der Seite und von oben gesehen (Nach Agassiz aus Ehrenbaum.)

dings Stiasny und glaubt, daß man es in Anbetracht der kurzen pelagischen Lebensweise des Jungfisches vielmehr mit einer phylogenetischen Reminiszenz zu tun habe, die zwar noch festgehalten wurde, aber unter den gegenwärtigen Verhältnissen für den Fisch keine Bedeutung mehr hat. Eine flügelartige Verbreitung der Brustflossen besitzen ferner auch die Jungfische der Knurrhähne (*Trigla*). Bei vielen jungen Fischen finden wir noch Oberflächenvergrößerung in Gestalt von Stacheln oder Knochenfortsätzen, welche, wie bei Planktontieren, zur Erhöhung der Schwebefähigkeit dienen. Als Beispiel sei der Jungfisch vom Sonnenfisch (*Orthogoriscus*) erwähnt, welcher an den verschiedensten Teilen seines Körpers kegelförmige Stacheln und Dornen besitzt. Hierher sind auch die stäbchenförmigen Gestalten der Seenadeljungen (*Syngnathus*) zu rechnen.

Die pelagischen Jungfische finden sich, ebenso wie die planktonischen Eier, hauptsächlich in den oberflächlichsten Wasserschichten. Sie sind meist durchsichtig, hyalin und besitzen darin eine wichtige Schutzfärbung



gegen ihre Feinde (s. S. 147). Mit fortschreitendem Alter treten Pigmentfärbungen auf und zwingen die Tiere, tiefere Wasserschichten aufzusuchen.

Aus dem Umstande, daß sich das Augenpigment einer Anzahl von Tiefseefischen (z. B. *Argyrolepecus*) in der Jugend in Lichtstellung, im Alter dagegen in Dunkelstellung befindet, schließt *Brauer*, daß diese Fische ihre Entwicklung in den oberen belichteten Meeresschichten durchmachen und erst später die dunklen Regionen zum ständigen Aufenthalt wählen. Diese Annahme findet in neuester Zeit durch die Michael-Sars-Expedition eine glänzende Bestätigung. Auch dieser gelang es, die kristallklaren Jugendstadien von sonst typischen, schwarz gefärbten Tiefseebewohnern (*Gonostoma*, *Macrurus*, *Vinciguerria* u. a.) in oberflächlichen Schichten zu erbeuten.

Zum Schlusse möchte ich noch kurz einige Untersuchungen erwähnen, die *Franz* zur Biologie der Fischlarven angestellt hat. Sie beziehen sich auf das spezifische Gewicht, Osmotik und die Reaktion lebender Fischlarven auf verschiedene Salzgehalte. Ohne hier auf die Versuchsanstellung näher einzugehen, hebe ich das Resultat hervor, daß das spezifische Gewicht der planktonischen Fischlarven in hohem Grade nach der Spezies variiert und es vermutlich Formen gibt, die schon von frühester Jugend an am Boden oder in großen Tiefen leben.

In bezug auf die Osmose will *Franz* ermittelt haben, daß die Larven, obwohl sie äußerst zarte Tierchen sind, osmotisch unabhängig dastehen. Durch Steigerung des Salzgehaltes konnte eine gesteigerte Erregbarkeit („Epäresis“) erzielt werden, durch welche der Phototropismus (s. S. 92) der Larven erhöht ist. Wie bei erwachsenen Fischen, so hält der Autor auch bei Jungfischen die Phototaxis nur für ein Kunstprodukt des Laboratoriums. „Sie ist keine einfache Reaktion, sondern eine höchst komplizierte, keine primäre Erscheinung, sondern eine sekundäre. Sie ist das Produkt normaler Reflexe unter abnormen Bedingungen. Sie ist immer die Folge einer Erregung, ein Fliehenwollen vor Gefahr.“

## 2. Schwarmbildung und Wanderungen der Fische.

Mit der Fortpflanzung der Fische steht das Phänomen der Vergesellschaftung derselben sowie jenes der Wanderungen in engstem Zusammenhange.

Die Eiablage der meisten Fische findet in dichtgedrängter Weise an einem Orte statt, die jung ausgeschlüpfte Brut findet sich infolgedessen in größeren oder geringeren Schwärmen beieinander. Die durch Familienbande verknüpften Individuen können nunmehr in dauernder Gemeinschaft miteinander bleiben, wie das z. B. bei den karpfenartigen Fischen (*Cypriniden*) oft der Fall ist, oder aber die Schwärme erhalten sich nur kurze Zeit,

zerfallen meist, sobald das selbständige Jagen nach Beute sich entwickelt hat und schließen sich dann zur Laichzeit wieder für kurze Zeit zusammen (Salmoniden). *Sch i e m e n z* unterscheidet Geschlechts-, Familien-, Ernährungs-, Winter- und Wanderschwärme. Als Geschlechtsschwärme sind vornehmlich die Vergesellschaftungen von Strandfischen, wie Cypriniden (Karpfen, Schleien, Brachsen, Plötzen), zu deuten, die sich besonders in Seen in großer Zahl zusammenfinden, um dem Laichakte obzuliegen. Man kann dann bei Tagesanbruch an seichteren Seepartien die Fische oft in großen Scharen beisammen und das Wasser vom Sperma weithin milchig getrübt sehen. Familienschwärme ergeben sich aus der Sorge der Elternfische um ihre Brut (s. S. 112). Sie können in kurzer Zeit der Auflösung anheimfallen, oder auch, wie dies bei den karpfenartigen Fischen (Cypriniden) der Fall ist, mehrere Jahre andauern. In anderen Fällen ist es gerade die Nahrung, die große Scharen von Fischen zu Schwärmen vereinigen kann. Das gilt hauptsächlich von den Planktonfressern (Coregonen, Heringen), deren Standorte sich nach der jeweiligen vertikalen Verbreitung des Planktons richten (s. S. 141). Winterschwärme kommen bei den Friedfischen (Cypriniden, Schollen) bei Eintritt der kalten Jahreszeit in den Winterquartieren zustande (s. S. 84). Die wichtigste Vergesellschaftung von Fischen kommt in den Wanderschwärmen zum Ausdrucke. Wir finden sie vor allem bei den heringsartigen Fischen (Clupeiden), wie Heringen, Sprotten, Sardellen, Sardinen, ferner bei den Thunfischen, Makrelen, Stören, beim Lachs und dem Aale. Dem Problem der Fischwanderungen hat man schon lange Zeit große Aufmerksamkeit gewidmet. Dank den unermüdlichen Forschungen der Internationalen Meeresforschung war es möglich, manch wichtige Frage einer glücklichen Lösung entgegenzuführen, ohne daß es aber gelungen wäre, das Problem zu erschöpfen. In dieser Richtung hat die Internationale Meeresforschung noch ein fruchtbares Feld von Tätigkeit vor sich. Die Wanderungen der Fische spielen im wirtschaftlichen Leben eine außerordentliche Rolle, da Tausende von Menschen in der Fischerei ihren Lebensunterhalt finden. So hat z. B. vor einigen Jahren das Ausbleiben der Sardinen Schwärme an der französischen Küste unter den dortigen Fischern großes Elend hervorgerufen.

Um sich ein vollständiges Bild von den Wanderungen, ihrer Herkunft und Ursache, ihrer Richtung und ihrem Ziel zu machen, muß sich die Erforschung nicht bloß auf die laichreifen Fische, sondern auch auf Eier, Larven und Jungfische erstrecken. Die Mittel zur Erforschung sind zweierlei Art, Markierungsversuche und Planktonfänge. Die Markierungsversuche bestehen darin, daß man gefangene lebende Fische mit einer geeigneten Marke (mit Datum, Aussetzungsort usw.) versieht und wieder freiläßt in der Hoffnung, daß sie von Fischern wieder gefangen und gegen Belohnung abgeliefert werden. Messungen, Wiegunen und Altersbestimmungen nach



der Schuppe geben dann gleichzeitig Aufschluß über das Wachstum und die Gewichtszunahme. Die Planktonfänge fördern eine große Zahl von Eiern und Larven zutage. Durch quantitative Ermittlung der pelagischen Eier erhält man einen Aufschluß über die Hauptlaichzeit und das Hauptlaichgebiet eines Fisches (s. S. 111). Zu den Planktonfängen kommen noch Netzfänge auf pelagische Organismen. Schließlich wären noch Trawlzüge auf größere Fische zu erwähnen.

Man kann die Wanderungen der Fische in aktive und passive einteilen. Zu letzteren gehören die vertikalen Eiwanderungen. Wie schon oben des näheren ausgeführt wurde, laichen die meisten Nutzfische des Meeres in Tiefen von 20 bis 40 m, in seltenen Fällen 80—100 m. Alle diese Eier steigen infolge ihres geringen spezifischen Gewichtes an die oberflächlichen Wasserschichten empor und erleiden in der Regel durch Strömungen noch einen weiteren Transport. Mit dem Wachsen des embryonalen Gewebes wächst auch ihr spezifisches Gewicht, und sie sinken nach einiger Zeit wieder in tiefere Schichten hinab. An die Stelle der passiven tritt nunmehr die aktive Wanderung der Larven. Da diese die zu ihrer Entwicklung nötigen Bedingungen nur in den wärmeren und nahrungsreicheren Küstenwässern finden, streben sie bald nach Verlassen des Eies scharenweise den Küsten zu.

Neben den Larvenwanderungen unterscheidet man ferner die Wanderungen der jüngeren Fische. Dieselben sind vorzugsweise Nahrungswanderungen und gleichen nach B o l a u einem langsamen Weiterweiden von einem Weideplatze zum anderen, sofern es sich um Friedfische handelt. Ein Einfluß der Salzgehalte auf die Wanderungsbewegungen der nicht laichreifen Fische ist nicht nachgewiesen. Anders steht es mit den Laichwanderungen, welche bei den geschlechtsreifen Individuen zu den Nahrungswanderungen hinzutreten. Es ist z. B. bei der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.) und Flunder (*Pleuronectes flesus* L.) kein Zweifel, daß diese Fische Laichplätze von relativ höherem Salzgehalt bevorzugen, weshalb in der Nordsee eine Zusammenscharung dieser Tiere nach der südlichen Nordsee, welche einen ständigen Zustrom salzigen Wassers aus dem Kanal vom Golfstrom her bekommt, stattfindet. Die Rückwanderung nach dem Laichen ist bei allen Fischen eine Nahrungswanderung, da die Fische während der ganzen Laichperiode nur sehr wenig oder gar keine Nahrung aufnehmen und daher nach dem Laichen hochgradig abgemagert sind.

Am längsten bekannt sind wohl die Wanderungen der heringsartigen Fische (*Clupeiden*). So wandert der Hering (*Clupea harengus* L.) zum Laichen aus dem tiefen Wasser der Hochsee herauf und zur Küste, wo er sich oft in ungeheuren Scharen sammelt. Bekannt ist ja die Bedeutung, welche diese Schwärme für die Küstenbevölkerung Skandinaviens

haben, die in manchen Distrikten ganz vom Heringsfang lebt. In einem solchen Schwarme, „Sildebjerg“ genannt, drängen sich Millionen von Fischen zu einer kompakten Masse zusammen, teils unter der Einwirkung ihres stürmischen Wandertriebes, der sie in die engen Fjorde hineintreibt, teils unter der Bedrängung durch die zahlreichen Thunfische, Delphine, Wale und Möwen, welche sie verfolgen. Von diesem Sildebjerg („Heringsberg“) der Fjorde unterscheidet der Norweger als „Aater“ solche Ansammlungen, die plötzlich mitten auf hoher See aus der Tiefe auftauchen und in ähnlicher Weise durch Schwärme von Möwen verraten werden. In dem großen Gebiet der Nordsee sind nach H e i n c k e zahlreiche Heringsstämme vorhanden, von denen jeder seinen Ausgangspunkt von einem der zahlreichen, über das Gebiet zerstreuten Laichplätze nimmt. Die Schwärme mischen sich, nachdem jeder an einem bestimmten Orte entstanden ist, nicht planlos zu einer unterschiedslosen Masse; die Schwärme bilden vielmehr für sich in einem engen Heimatgebiet eine körperlich wohl charakterisierte und unterscheidbare Rasse, deren Lebensvorgänge jährlich mit immer wiederkehrender Regelmäßigkeit verlaufen. Jedes Individuum trägt den Stempel seiner Rasse in allen Eigenschaften und auf allen Stadien der Entwicklung, wie kürzlich H j o r t auf Grund eingehender Heringsschuppenuntersuchungen bestätigen konnte. Die einzelnen Schwärme laichen in ganz verschiedenen Gebieten und zu anderen Zeiten, haben verschiedene Hauptfraßzeiten und sind an verschiedene Nahrungstiere angepaßt. Die Heringseier fallen nach der Ablage zu Boden, wo sie festhaften; die junge Brut hält sich zunächst in der Nähe der Küste auf, um später seewärts eine Rückwanderung ins tiefere Wasser anzutreten.

Ähnlich wie beim Hering konnten auch bei der S c h ö l l e (*Pleuronectes platessa* L.) D u n c k e r und K y l e verschiedene Rassen nachweisen, und zwar eine typische Nordseescholle (mit zwei Lokalrassen der nördlichen und südlichen Nordsee), wie eine solche der Ostsee und schließlich eine eigene Rasse des nördlichen Kattegatts. Alle diese Schollenrassen führen zwar keine derartig ausgedehnten Wanderungen nach Art der Heringe aus, dafür sind dieselben aber von großer Gesetzmäßigkeit. Nachdem die über 40 m Tiefe abgelegten Eier zur Entwicklung gelangt sind, vollführen die jungen, noch symmetrischen Larven eine landwärts gerichtete Wanderung, so daß man sie nach einigen Monaten in der Tidenregion des Strandes in  $\frac{1}{2}$  bis 5 m Tiefe findet. Mit dem Übergang zur Plattfischform und zum Leben am Boden tritt nunmehr eine Änderung in der Art der Wanderungen ein. Es beginnt von jetzt ab eine langsame, Jahre hindurch ausgedehnte, seewärts gerichtete Wanderung. Sie ist dadurch gekennzeichnet, daß jede Schollengröße im Durchschnitt auf eine bestimmte Tiefenzone beschränkt ist. Die seewärts gerichtete Wanderung ist jedoch keine gleichförmige, sondern sie erfährt jährlich im Winter eine Unterbrechung bzw. Umkehr. Die kleineren Indi-



viduen (bis 19 cm Länge) unterbrechen nämlich ihre Wanderung, vergraben sich tief im Sande und halten hier eine Winterruhe. (Erster Fall von Winterruhe bei Seefischen!) Die älteren und größeren Fische überwintern nicht, sondern treten eine von Ende November bis Januar dauernde Rückwanderung an. Ihrem Beispiele folgen im März und April die aus der Winterruhe „erwachten“ kleineren Schollen, indem sie eine landwärts gerichtete Rückwanderung antreten (B o l a u, H e i n c k e).

Dieses periodische Vorwärts- und Rückwärtsfluten der Schollenschwärme dürfte wohl eines der wichtigsten Ergebnisse über die Wanderungen dieses Fisches sein. Die nächste Verwandte der Scholle und zugleich der häufigste Fisch in der Nordsee, die K l i e s c h e (*Pleuronectes limanda* L.), ist kein Wanderfisch, sondern muß, da nach H e i n c k e sämtliche Entwicklungsstufen vom Ei bis zum fortpflanzungsfähigen Fisch über den größten Teil des Nordseebodens überall, mit Ausnahme der ganz flachen Strandzone, gleichmäßig und nebeneinander verbreitet sind, als Standfisch bezeichnet werden.

Denselben Namen verdient der D o r s c h (*Gadus morrhua* G.), welcher nur gewisse beschränkte Wanderungen unternimmt. Dagegen ist der S c h e l l f i s c h (*Gadus aeglefinus* L.) ein echter Wanderfisch, der weite Reisen unternimmt. Seine Laichstätte befindet sich in der nördlichen Nordsee an allen über 100 m tiefen Stellen. Die im Frühjahr ausschlüpfenden Larven leben zwei Jahre pelagisch und erscheinen erst im dritten Lebensjahre auch in der südlichen Nordsee. Im vierten und fünften Jahre beginnen nach Eintreten der Geschlechtsreife die regelmäßigen und ausgedehnten Laichwanderungen nach den nördlich gelegenen Teilen der Nordsee.

Das wichtigste Resultat, das die internationale Meeresforschung in bezug auf Fischwanderungen zu verzeichnen hat, ist die Ergründung der Lebensgeschichte des A a l e s (*Anquilla vulgaris* L.). Es war dem dänischen Forscher J o h. S c h m i d t vorbehalten, die Heimat bzw. Laichstätte dieses Fisches in den großen Tiefen des Atlantischen Ozeans (1000 m) zu entdecken. Hier werden die noch unbekannten, bathypelagischen Eier abgelegt. Aus ihnen entstehen dann die schon früher besprochenen Larven (*Leptocephali*), die unter steter Metamorphose in großen Schwärmen die Wanderung nach den Küsten beginnen und sie als fertige „Montée“ erreichen. Von hier dringen die Jungaale in die Flüsse ein. Sie sammeln sich vorher in den Flußmündungen in solch kolossalen Mengen, daß man sie mit Eimern schöpfen kann. Eine Unterscheidung der Geschlechter nach Größenverhältnissen, wie sie B e l l i n i für südliche Brut behauptet hat, ist nach H e i n nicht durchführbar. Auf ihren definitiven Weideplätzen angelangt, beginnen nun die Aale heranzuwachsen und verbleiben nach G e m z o ë 5—8½ (Männchen 5½—6½, Weibchen 7½—8½) Jahre im Süßwasser. Das jährliche Längenwachstum der Männchen vermindert sich erheblich

mit fünf Jahren (Männchen erreichen höchstens eine Länge von 45 cm), das der Weibchen, die hier doppelt so groß wie die Männchen werden können, erst mit acht Jahren. Die Männchen steigen im Unterlauf der Flüsse in der Regel nur bis etwa 150 km auf. Mit Erreichung der definitiven Geschlechtsgröße tritt eine Verfärbung ein, aus dem „Gelbaale“ wird der „Silberaal“, welcher sich neben der charakteristischen Silberfärbung durch die Größe seiner Augen auszeichnet. Dieser beginnt die Abwanderung zum Meere und legt im Mittel 14 km in 24 Stunden zurück. Die Weibchen vereinigen sich mit den im Unterlauf der Flüsse harrenden Männchen und begeben sich zu ihren Laichplätzen. Man hat indes weder in der Nordsee, noch auch im Atlantischen Ozean ihre Wanderungen bisher weiter verfolgen können. Desgleichen ist es nicht gelungen, zur Zeit der Abwanderung markierte Aale wiederzufinden, so daß die Annahme berechtigt erscheint, daß die Fische nach Vollendung ihres Laichgeschäftes zugrunde gehen.

Wiewohl der Aal einen großen Teil seines Lebens im Süßwasser zubringt, ist er doch ein ausgesprochener Seefisch. Ähnlich verhält sich die *Flunder*, (*Pleuronectes flesus* L.); auch deren eigentliche Heimat ist das Meer. Eine Zeit seines Jugendlebens bringt dieser Fisch ebenfalls in den Flüssen zu, die er erst zur Laichzeit wieder verläßt. Beide Fische unterscheiden sich damit sehr wesentlich von anderen, ebenfalls euryhalinen Fischen, die zwischen Süß- und Salzwasser wechseln, wie z. B. vom *Lachs* (*Trutta salar* L.), der in den Flüssen beheimatet ist und in diesen laicht, während ihm das Meer die Nahrungsquelle ist. Die Laichzeit dieses Fisches fällt in die Monate Oktober bis Januar; schon im Frühjahr und Sommer beginnt in Rudeln von dreißig bis vierzig Stück die Wanderung in kleine Nebenflüsse der Ströme bis hinauf in die Forellenregion (1100 m), wobei alle Hindernisse mit zäher Ausdauer überwunden werden. Während dieser Zeit sollen die Fische, wenigstens in Mitteleuropa, nach *Miescher* und *Zschokke* keinerlei Nahrung zu sich nehmen. Damit im Gegensatz steht die verbürgte Nachricht, daß im Dunajecflusse (Galizien) die aufsteigenden Lachse mit großem Erfolg geangelt werden! Der Laich wird vom Weibchen in selbstgegrabenen Gruben abgesetzt und mit Kies zugedeckt. Die Männchen fechten in der Nähe der Laichgruben oft harte Kämpfe aus (s. S. 106). Nach beendetem Fortpflanzungsgeschäfte kehren die Fische möglichst rasch ins Meer zurück, um ihrem geschwächten Körper wieder Nahrung zuzuführen. Die ausgeschlüpften jungen „Salmlinge“ bleiben durchschnittlich ein Jahr in der Nähe ihrer Geburtsstätte und wandern mit den nächsten Frühjahrshochwässern dem Meere zu, um sich nun bis zur Laichreife in der Nähe und nicht allzuweit von den Mündungen an der Küste aufzuhalten und zu ernähren. Schon nach Verlauf von einem Jahre werden die Männchen geschlechtsreif und beginnen als 1—1½ kg schwere Fische, sogenannte St. Jakobslachse, die Aufwanderung in den Flußlauf. Die Weibchen be-



ginnen ihre Bergwanderung mindestens ein Jahr später, haben also mindestens zwei Jahre im Meere verbracht. Wie durch Schuppenuntersuchungen festgestellt worden ist, steigen dieselben Fische nicht öfter wie dreimal in ihrem Leben in die Flüsse auf. Dabei zeigt sich die interessante Eigentümlichkeit, daß die laichreifen Fische stets an die Stätte ihrer Geburt zurückkehren und fremde Gebiete meiden.

Neben dem Lachs ist die Meerforelle (*Trutta trutta* L.) der einzige Salmonide, bei dem sich der nach *Z s c h o k k e* allen Salmoniden in der Glazialperiode innewohnende Wanderungstrieb vollkommen erhalten hat. In beiden Fischen „zittert heute noch am stärksten der Wandertrieb nach, den die Eiszeit erzeugte“. Bei allen anderen Salmoniden ist dieser Trieb erloschen oder lebt gewissermaßen nur „rudimentär“ fort. So glimmt z. B. bei den Felchen der Seen des nördlichen Alpenrandes der alte Wandertrieb nur noch ganz leise weiter. Es legen die Rheinanken des Traunsees (*Coregonus steindachneri* Nüssl.) zum Teil wenigstens ihren Laich in der Traun ab, indem sie sich in Schwärmen sammeln, den See durchziehen und in den Fluß einwandern. Zuzeiten können diese Schwärme ungeheure Dimensionen annehmen, wie dies *C l o d i* vom Jahre 1911 beschreibt. Ähnliche Vorgänge spielen sich in den schweizerischen Gewässern ab. So vereinigen sich etwa gegen Mitte November die Gangfische (*Coregonus macrophthalmus* Nüssl.) des Bodensees zum massenhaften Zug in den Konstanzer Rhein. Bei den Forellen regt sich bekanntlicherweise besonders in der Seeforelle (*Trutta lacustris* L.) der alte Trieb zur Laichwanderung, indem diese Fische zur Laichzeit in die ein- oder ausmündenden Bäche oder Flüsse einwandern und nur bei ungünstigen Verhältnissen im See selbst laichen.

Von sonstigen Fischen, welche einen mehr oder minder ausgeprägten Wandertrieb besitzen, seien an dieser Stelle noch die Störarten (*Acipenseriden*) kurz erwähnt, von denen einige Arten, wie der Hausen (*Acipenser huso* L.), der Sternhausen (*Acipenser stellatus* P.) und der Waxdick (*Acipenser güldenstaedti* Br.) in die Donau wandern, um hier zu laichen.

Im vorstehenden sind in großen Zügen die Wanderungen einzelner Fische berührt worden. Über das Wesen der Wanderungsinstitute ist noch wenig bekannt. Sicher ist, daß Wasserströmungen, Temperatureinflüsse und Salzgehalt dabei eine große Rolle spielen. Wenn *Reibisch* annimmt, daß die Richtung, die die Tiere von ihren Laichplätzen aus einschlagen, allein vom Neigungswinkel des Grundes abhängt, so kann es sich hier nur um eine Hypothese handeln. Mehr Wahrscheinlichkeit verdient die Annahme, daß bei den Wanderungen der Geruchssinn eine große Rolle spielt. Dafür spricht die hohe Ausbildung dieses Sinnesorgans, dem ja, wie S. 23 ausgeführt ist, ein „Schmecken“ der im Wasser gelösten Stoffe eigen ist. Ferner die Tatsache, daß die Wanderungen auch im Finsternen unter Ausschluß von Lichteindrücken vor sich gehen. Jedem Gewässer

kommt durch die darin gelösten Bodensstoffe ein bestimmtes Gepräge zu, zumal wenn ein Fließwasser aus Urgestein oder Kalkgebirge entspringt.

Im Meerè dürfte nach Thierfelder nicht nur der Salzgehalt nach seiner Konzentrierung die Eindrücke auf den Geruchssinn bestimmen, sondern vor allem auch die durch die Art und Menge der Beimischungen bedingte Nuancierung. Es dürfte jedem Meeresteil ein besonderes Milieu anhaften, von dem das eine vielleicht gesucht, das andere gemieden wird.

In neuerer Zeit hat nun Franz auch dem Ortsgedächtnis (s. S. 22) für die Wanderungen eine bedeutende, bisher unberücksichtigt gebliebene Rolle zugewiesen. Wenn der laichreife Lachs zu seiner Geburtsstätte zurückkehrt, so ist sehr wahrscheinlich nebst dem „Heimatgeruche“ auch das Gedächtnis im Spiele. Bei der Aallarve läßt uns indes diese Annahme vollkommen im Stiche. Trotzdem zweifelt Jäger nicht, daß dieser spezifische Faktor vorhanden ist, da „sämtliche Lebewesen nicht bloß eine spezifische Organisation, eine spezifische Witterung, sondern auch eine spezifische Lebensbewegung haben“, wovon die Aale keine Ausnahme machen können.

### 3. Variation, Rassenbildung und Vererbung.

Im Jahre 1859 erschien Darwins berühmtes Werk „Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl im Kampf ums Dasein“ und erregte in Kreisen der Wissenschaft und Praxis berechtigtes Aufsehen. War ja damit, zumal dem Züchter, Anregung gegeben, seine Zucht in neue Bahnen zu lenken. Auch in neuerer Zeit, zumal mit dem Ausbau der Vererbungslehre, hat sich die Biologie aufs neue der Lehre Darwins bemächtigt und sie auf großartige Weise ausgebaut. Darwin ging bei seiner epochemachenden Theorie von den Erscheinungen der Variabilität aus; er nahm an, daß alle uns konstant erscheinenden Tier- und Pflanzenformen der Möglichkeit der Umwandlung und Weiterentwicklung zu anderen Formen unterliegen. Diese Veränderlichkeit hat zur Grundlage die Tatsache, daß die verschiedenen Individuen einer Tierart nicht völlig wesensgleich sind, sondern in kleinen Merkmalen sich voneinander unterscheiden, mit einem Worte gesagt: „variieren“. In den meisten Fällen ist nun die Variabilität nicht regellos, sondern für jede Art in ganz bestimmten Grenzen und in gesetzmäßiger Form gegeben. Da sie gewissermaßen zwischen Extremen fließt oder fluktuert, hat man sie fluktuierende Variabilität genannt. Ferner ist man imstande, die Variabilität für verschiedene Arten in feste mathematische Formeln zu bringen, da in der Verteilung der Varianten auf die Variationsreihe eine bestimmte Gesetzmäßigkeit herrscht. Diese wird das Quetelet'sche Gesetz genannt und entspricht dem Werte der binomischen Formel  $(a + b)^n$ . Dafür ein Beispiel. Wie schon auf S. 14 hervorgehoben, spielen die segmentale Verteilung der Schuppenreihen bzw. die



Schuppenzahlen selbst für die Systematik der Fische eine große Rolle. Auch für sie gibt es eine fluktuierende Variabilität, wie die folgende Tabelle von V o r i s zeigt, die sich auf die Zahl der Seitenlinienschuppen bei einem nordamerikanischen Cypriniden, *Pimapheles* (*Pimephales* ?) *notatus* Raf., bezieht:

Schuppenzahl	40	41	42	43	44	45	46	47	48
Individuenzahl									
pro 500 berechnet	3	7	36	126	157	121	37	11	2

Aus der Tabelle geht hervor, daß die meisten Fische, nämlich 157 von je 500 untersuchten Exemplaren, 44 Schuppen in der Seitenlinie zeigen; die Zahl 44 stellt also den Mittelwert dar. Je 126 hatten nur 43 Schuppen, je 7 nur 41, je 11 nur 47 usw. Auf diese Weise findet man die Variationsbreite für die Zahl der Seitenlinienschuppen und in prinzipiell gleicher Weise für jede andere Eigenschaft eines Organismus. Ohne auf die Ursachen der Variabilität, die sich nach Untersuchungen hauptsächlich als Effekt äußerer Bedingungen herausgestellt hat, hier näher einzugehen, sehen wir, daß dieselbe ein gesetzmäßiger Vorgang ist. Unter der Voraussetzung, daß die Eigenschaften der Organismen zum Teil vererblich sind, sucht der Züchter aus den von Natur gegebenen Varianten einzelne hervorstechende Individuen heraus und bringt nur solche Formen zur Nachzucht, die seinem bestimmten Zuchtziele entsprechen. Auf diese Weise glauben die Züchter neue Rassen hervorgebracht zu haben, wie dies z. B. die Karpfenzüchter von der hochrückigen (Galizier) und der langgestreckten Karpfenrasse (Wittingauer) vermeinen. Dieser Überzeugung war auch D a r w i n, als er auf Grund der von den Züchtern erzielten künstlichen Zuchtergebnisse seine berühmte Theorie von der natürlichen Zuchtwahl aufstellte, bei welcher statt des zielbewußt arbeitenden Züchters die natürliche Zuchtwahl im Kampf ums Dasein wirkt und Formen schafft, die der Umgebung am besten angepaßt sind.

Auf diese Art sollen nach D a r w i n die Arten der Tiere und Pflanzen entstanden sein. Gegen diese Selektionstheorie trat vor kurzer Zeit (1909) der dänische Botaniker J o h a n n s e n in seinen „Elementen der exakten Erblchkeitslehre“ auf und führt an der Hand eines überreichen Untersuchungsmaterials den Beweis, daß die Meinung eine irriige sei, man könne durch Selektion aus einem gemischten Bestande (Population) neue Eigenschaften an Pflanzen und Tieren hervorbringen. Die Züchter haben vielmehr nichts anderes getan, als aus den in der Natur überall gegebenen und ihrer Entstehung nach gemischten Beständen lediglich mehr oder minder reine Linien, d. h. die von nur einem Elternpaar oder einer einzigen Ausgangsform abstammenden Individuen ausgewählt und getrennt weitergezüchtet; etwas Neues dagegen, was nicht bereits in der Erbmasse der reinen Linien enthalten gewesen ist, haben sie durch Selektion nicht geschaffen. Die

Zuchtwahl ist, sowie die Eigenschaften einer reinen Linie einmal erreicht sind, machtlos, und jede weitere Bemühung, diese Eigenschaften durch Selektion weiterzusteigern, ist vergeblich (H o f e r).

Müssen auf Grund dieser genialen Erkenntnis die Züchter jeden weiteren Versuch, über die in der Natur der reinen Linie gegebenen Grenzen durch weitere Zuchtwahl hinauszugehen, als vergeblich und zwecklos aufgeben, so entsteht die Frage, auf welchem Wege es dennoch möglich ist, neue, über die in der Natur gegebenen Grenzen hinausgehende Formen hervorzubringen.

Nach den vorliegenden Forschungen ergeben sich hierzu zweierlei Wege. Einmal auf dem Wege der Mutation. Die Mutationen oder Sprungvariationen bestehen darin, daß sowohl in Züchtereien wie in der freien Natur gar nicht selten neue Formen, d. h. neue Rassen, ja sogar neue Arten auftreten, ohne daß sich eine allmähliche Steigerung ihrer Eigenschaften feststellen ließ. Sie erscheinen vielmehr plötzlich bei einem Individuum aus noch unbekannten Gründen und stellen sich damit in Gegensatz zu den oben besprochenen fluktuierenden Variationen. D e V r i e s konnte ferner den Nachweis bringen, daß derartig plötzlich entstandene Mutanten eine ganz außerordentliche Vererbungskraft ihrer neuen Eigenschaften besitzen. Solche Sprungvariationen haben zweifellos von altersher bei den Kulturversuchen der Züchter eine nicht unwichtige Rolle gespielt, ohne daß man ihnen besonderes Augenmerk zugewendet hätte. Wie bei höheren Tieren, so kommen solche Mutationen auch bei Fischen vor. Das bekannteste Beispiel ist wohl die chinesische Goldkarausche oder der bei uns in Aquarien gezüchtete Goldfisch. Auch die verschiedenen Spielarten des letzteren, die Teleskopfische, Himmelsgucker und Schleierschwänze, sind jedenfalls Mutationen, die ursprünglich ohne jeglichen menschlichen Eingriff entstanden sind und ihre Eigenschaften mit großer Zähigkeit vererbt haben. So vertritt T o r n i e r die Ansicht, daß die verschiedenen Monstrositäten der Goldfische nicht bewußt, sondern zufällig entstandene Zuchtprodukte seien, hervorgerufen durch Plasmaschwäche und Dotterverquellung im Ei. Vorbedingung zur ersteren sei gegeben durch die ungünstigen Bedingungen, unter denen in China gezüchtet werde; insbesondere die Überfüllung der engen Zuchtgefäße und der dadurch entstehende Sauerstoffmangel sei dafür verantwortlich zu machen.

Aller Wahrscheinlichkeit nach sind, wie H o f e r vermutet, auch die bekannten Leder- und Spiegelkarpfen (s. Fig. 47) nichts anderes als Mutationen, trotzdem es nicht mehr möglich ist, dafür den Beweis zu erbringen, weil diese Formen schon vor Jahrhunderten aufgetreten und seitdem weitergezüchtet sind. Auch die Spiegel- und Goldkarausche, sowie die Goldschleie, dürften Mutationsformen sein, die sich heute als „Spielarten“ erhalten haben.



Ein zweiter Weg, auf welchem es möglich ist, neue Eigenschaften und damit neue Rassen, ja sogar Arten hervorzubringen, ist uns durch die Bastardierung oder Kreuzung in die Hand gegeben.

Unter Bastardierung versteht man die erfolgreiche geschlechtliche Vereinigung von Angehörigen verschiedener Arten, unter Kreuzung die geschlechtliche Vermischung verschiedener Rassen. Unter den Fischen kennt man Bastardformen, die in der freien Natur von selbst entstanden sind, aus den Familien der Weißfische (Cypriniden), der Edelfische (Salmoniden), bei den Schollen (Pleuronektiden), Sägebarschen (Serraniden) und Barschen (Perciden). Besonders bei den Weißfischen sind Bastardierungen recht häufig; das ist dadurch erklärlich, daß viele Arten derselben gesellig, oft in großen Schwärmen leben und ihre Laichzeiten zusammenfallen. Weißfischbastarde werden bei uns etwa 26 aufgezählt; das bekannteste Beispiel ist

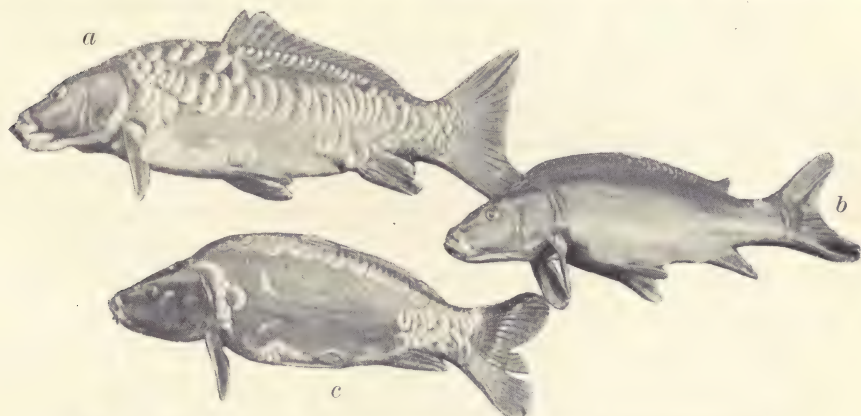


Fig. 47. Spiegel- (a) und Lederkarpfen (b), sowie deren Kreuzungsprodukt (c).

wohl die bei Fischzüchtern verpönte Karpfkarausche (*Cyprinus carpio* L. mit *Carassius carassius* L.). Unter den Edelfischen kennt man nur wenige Bastarde, die sich in der freien Natur bilden. Wohl aus Zufall werden hier und da Lachseier mit Forellensamen befruchtet — ein Naturvorgang, der von den Züchtern aufgegriffen, künstlich stark betrieben, aber wegen der Sterilität der Bastardform bald wieder fallen gelassen wurde —, desgleichen findet man Bastarde des amerikanischen Bachsaiblings (*Salmo fontinalis* Mitsch.) mit der einheimischen Forelle (*Trutta fario* L.), welche infolge ihrer Marmorierung den Namen „Tigerfische“ führen. Leider sind auch diese Formen steril. Für züchterische Zwecke kommen natürlich nur solche Kreuzungs- oder Bastardierungsformen in Betracht, die nebst Fortpflanzungsfähigkeit die von den Züchtern erstrebten Eigenschaften, wie Schnelligkeit, Fleischansatz usw., besitzen. Der bekannteste und zeitweise sehr beliebt gewesene Salmonidenbastard ist der sogenannte Elsässer Saibling. Er ist ein Kreuzungsprodukt zwischen dem einheimischen Saibling

(*Salmo salvelinus* L.) und dem amerikanischen Bachsaibling (*Salmo fontinalis* Mitsch.) und bei den Fischzüchtern unter dem Namen „Elsässer Saibling“ allgemein bekannt. Dieser Fisch ist insofern interessant, als er der einzige Salmonidenbastard ist, welcher sich als fruchtbar erwiesen hat; leider hat er insofern enttäuscht, als er seinen Eltern gegenüber keine Vorzüge hat und, wie H o f e r ausführt, seine Nachkommen in der freien Natur rasch in ihre Elternform zurückschlagen. Außer diesen genannten Fischen hat man auf künstlichem Wege auch Bastarde zwischen Forellenmännchen und Regenbogenforellenweibchen (*Trutta irrida* W. Gibb.) erzeugt, während umgekehrt Forelleneier mit Regenbogenforellmilch nicht haben befruchtet werden können. Weitere Kreuzungen sind: Regenbogenforellenweibchen mit Bachsaiblingsmännchen, Seeforellenweibchen (*Trutta lacustris* L.) mit Bachsaiblingsmännchen, Seeforellenweibchen mit Bachforellenmännchen u. a. Trotzdem viele dieser Bastarde den Ruf trugen, schnellwüchsig zu sein und eine Zeitlang zu Modefischen gestempelt worden sind, haben sie durchwegs keine wirtschaftliche Bedeutung und sind daher mit Recht aus der Fischzucht wieder verschwunden. Die größten Erfolge hat man dagegen mit der Kreuzung verschiedener Karpfenrassen erzielt, die sich heute vollauf bewähren und den Markt beherrschen. Unter den beliebten Zuchtrassen unterscheidet man besonders zwei Gruppen, die kurz- und die langgestreckten Rassen; zu ersteren rechnet man den Aischgründer- und Galizier Karpfen, zu letzteren den fränkischen, böhmischen und Lausitzer Karpfen. Diese fünf Karpfenrassen sind vielfach noch untereinander durch Kreuzung in verschiedene Stämme gespalten worden, z. B. „Galizier“ mit „Böhmen“ (s. Fig. 47).

Außer Salmoniden und Cypriniden wurden, wie oben erwähnt, auch andere Fische zu Kreuzungsversuchen verwendet. Die Flachfische (Pleuronektiden) stellen einen künstlich gewonnenen Artbastard aus Maischollenweibchen (*Pleuronectes platessa* L.) mit unechter Kliesche (*Hippoglossoides platessoides* L.) dar. Dieselben Eier mit dem Kabeljau (*Gadus morrhua* L.) besamt, furchen zwar ebenfalls normal, bringen es aber nicht zur Entwicklung ausschlüpfreifer Fischchen. Der umgekehrte Versuch, Kabeljaueier mit Samen der Scholle befruchtet, fiel vollkommen negativ aus (A p p e l l ö f).

Dagegen ergab künstliche Befruchtung zweier viel weniger verwandter Fischarten, wie Lippfischweibchen (*Labrus rupestris* L.) mit Kabeljaumännchen, und Aalrutte (*Lota marmorata* L.) mit Bachforelle, wenigstens noch deutliche Embryonen. Unter den Stachelflossern sind Bastarde verschiedener Stichlings- (*Gasterosteus*)arten gezogen worden, ebenso unter den Zahnkarpfen (Cyprinodontiden); letztere verdienen nach P r z i b r a m kein großes Vertrauen, weil eine sechzigtägige Absonderung des Weibchens dabei als genügender Beweis angesehen wurde, daß es nicht mehr belegt



sei; in Wirklichkeit erfolgen viele Würfe ohne neue Besamung, ja wahrscheinlich genügt eine Besamung für Lebenszeit (s. S. 72).

Sehr interessante Bastardierungen hat Kammerer bei Barschen (Perciden), und zwar Flußbarsch (*Perca fluviatilis* L.) mit Kaulbarsch

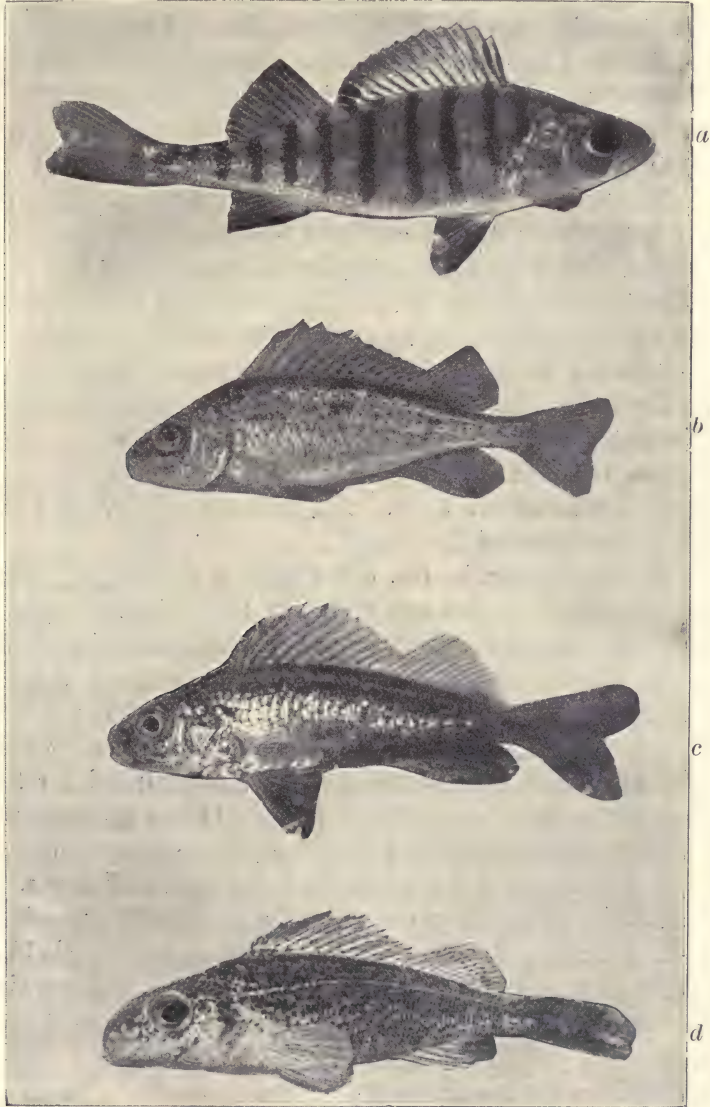


Fig 48. Flußbarsch (*Perca fluviatilis* L., *a*) und Kaulbarsch (*Acerina cernua* L., *b*), sowie deren Bastarde (*c* und *d*). (Nach Kammerer.)

(*Acerina cernua* L.) ausgeführt, welche sowohl mit vom Kaulbarsch besamten Flußbarscheiern, als auch mit vom Flußbarsch besamten Kaulbarscheiern vollständig gelangen (s. Fig. 48). Dabei erwiesen sich die Kaulbarsch-Flußbarsch-

bastarde in beiden Geschlechtern, mit den Stammeltern rückgekreuzt, als fruchtbar, während sie untereinander weder freiwillig zur Fortpflanzung schritten, noch auch durch künstliche Befruchtung Embryonen abgaben. Alle Bastarde übertreffen die Stammarten in bezug auf Veränderlichkeit, Schnellwüchsigkeit und Zählebigkeit (K a m m e r e r).

Unsere Kenntnisse von den Bedingungen, unter welchen Bastardierungen entstehen, sind noch recht lückenhaft. Wenn es auch erwiesen ist, daß selbst zwischen ganz fernstehenden Fischen, wie es der Schellfisch und die Flunder sind, eine Kreuzbefruchtung möglich ist, so werden nur in nahem Verwandtschaftsgrade stehende Arten miteinander lebens- und fortpflanzungsfähige Produkte liefern. Die Verwandtschaftsgrade der Salmonidenarten wurden kürzlich mittels der Blutserummethode von N e r e s h e i m e r geprüft und publiziert, so daß man bei Bastardierungen nicht auf rein äußerliche, oft täuschende Merkmale angewiesen ist. Zieht man z. B. in Erwägung, daß Lachs und Bachforelle einander viel näher stehen, als Bachforelle und Saibling einerseits, Lachsforelle und Saibling anderseits, so können die negativen Ergebnisse hier, die positiven dort nicht als Zufall erscheinen. —

Die Kreuzungen und Bastardierungen der Fische basieren, wie die der anderen Tiere, auf dem M e n d e l s c h e n Gesetz, welches gegenwärtig im Mittelpunkt des Interesses steht. Auf dasselbe hier näher einzugehen, verbietet der Raum und sei diesbezüglich auf die Spezialliteratur verwiesen. Die Tendenz des Gesetzes ist die, daß für jedes vererbte Merkmal der Eltern in deren Erbmasse eine entsprechend selbständige Anlage vorhanden sein müsse, daß sich bei der Kreuzung und Befruchtung diese Anlagen zu einem Anlagepaar in der Eizelle zusammenfinden und daß dann bei der weiteren Entwicklung das Merkmal des einen „Elters“ das des anderen verdeckt. Gewöhnlich bezeichnet man das vorherrschende als das dominierende, das unterdrückte als das rezessive Merkmal; bei der Züchtung treten diese Merkmale genau nach der M e n d e l s c h e n Spaltungsregel, die in dem Verhältnisse von 1 : 1 : 2 besteht, auf. — Genaue exakte Aufzeichnungen bei Fischen liegen meines Wissens nur spärlich vor. So berichtet z. B. S c h r e i t m ü l l e r von dem Cyprinodont *Platyopocilus maculatus* Gthr., daß unter den Nachzuchten solche auftraten, die überhaupt nicht gefleckt sind und sich von den Elterntieren ferner durch eine gelblichere Färbung unterscheiden. Solche ungefleckten Weibchen setzten später wieder sehr schön gefleckte Jungen ab!

Im allgemeinen werden die Züchter die M e n d e l s c h e Regel stets beachten und sich darüber klar sein müssen, daß die Bastarde in ihrer Nachkommenschaft nach der M e n d e l s c h e n Regel aufspalten müssen. Die unter Züchtern weitverbreitete Meinung, daß man durch Kreuzung verschiedener Rassen und wiederholte Auswahl bestimmter Merkmale konstant vererbende neue Rassen hervorbringen könne, ist in der Regel irrtümlich



und diese Absicht, auf dem zurzeit üblichen Wege, ohne die Bastardnachkommen nach M e n d e l zahlenmäßig zu analysieren, nur einem seltenen Zufall zuzuschreiben. Das Ziel kann mit Aussicht auf sicheren Erfolg nur auf Grund der M e n d e l'schen Regel erreicht werden!

## B. Verschiedener Art.

### 1. Die Nahrung der Fische.

Jedes Gewässer auf Erden, ob Fluß, Teich oder See, ist ein Mikrokosmos, eine Welt, die, wie F o r e l sagt, „sich selbst genügt, in welcher das Lebensspiel der verschiedenen Organismen sich hinreichend im Gleichgewicht hält. Tiere und Pflanzen, höhere und niedrigere Organismen, leben da gleichzeitig miteinander, jedes nach seiner Art und gemäß den ihm eigentümlichen Funktionen; jedes findet in dem Medium, von dem es umgeben ist, die zur Lebensfristung notwendigen Elemente“. Dasselbe Gesetz gilt auch vom unendlichen Weltmeere, das man als Makrokosmos bezeichnen kann; auch hier spielen sich die gleichen Vorgänge ab. Jedes Gewässer produziert eine gewisse Menge organischer Substanz in Form von Tieren und Pflanzen. Diese zerfallen in Nahrungskonsumenten und -produzenten. Zu letzteren zählen sämtliche Pflanzen, welche assimilieren und aus anorganischer Materie organische Verbindungen aufbauen. Zu ersteren zählt die ganze Schar der tierischen Geschöpfe, von den Urtieren angefangen bis zu den Fischen. Der Fisch ist der Beherrscher des Wassers; alles, was dieses hervorbringt, fällt ihm zur Beute.

Im folgenden soll nunmehr versucht werden, einen kurzen Überblick über die Biologie der Fischernahrung zu geben, wobei ich mich den Angaben von S t e u e r, B i e d e r m a n n, H o f e r, S c h i e m e n z, S e l i g o u. a. anschließe.

Wie in allen Tierklassen, gibt es auch unter den Fischen Formen, welche als rein karnivor zu bezeichnen, und andere, die vornehmlich auf Pflanzennahrung angewiesen sind. Zwischen beiden stehen diejenigen, welche als omnivor angesehen werden müssen. Zu diesen gehören z. B. die karpfenartigen Fische (Cypriniden), deren Hauptrepräsentant, der Karpfen (*Cyprinus carpio* L.), als „Schwein“ unter den Fischen bezeichnet wird. In den meisten Fällen sind die Fische typische Fleischfresser und nähren sich von verschiedenen niederen und höheren Tieren. Demgemäß teilt man sie ein in Großtier- und Kleintierfresser. Erstere nähren sich im wesentlichen wieder von Fischen, fressen aber daneben gelegentlich auch andere Tiere, wie Frösche, Mäuse, Ratten usw. Die Kleintierfresser entnehmen ihre Nahrung

den verschiedensten niederen Tierklassen, von denen insbesondere die Infusorien, Würmer, Krebse, Weichtiere und Insektenlarven ihre Vertreter stellen. Je nachdem sich die Nährtiere außerhalb oder im freien Wasser,

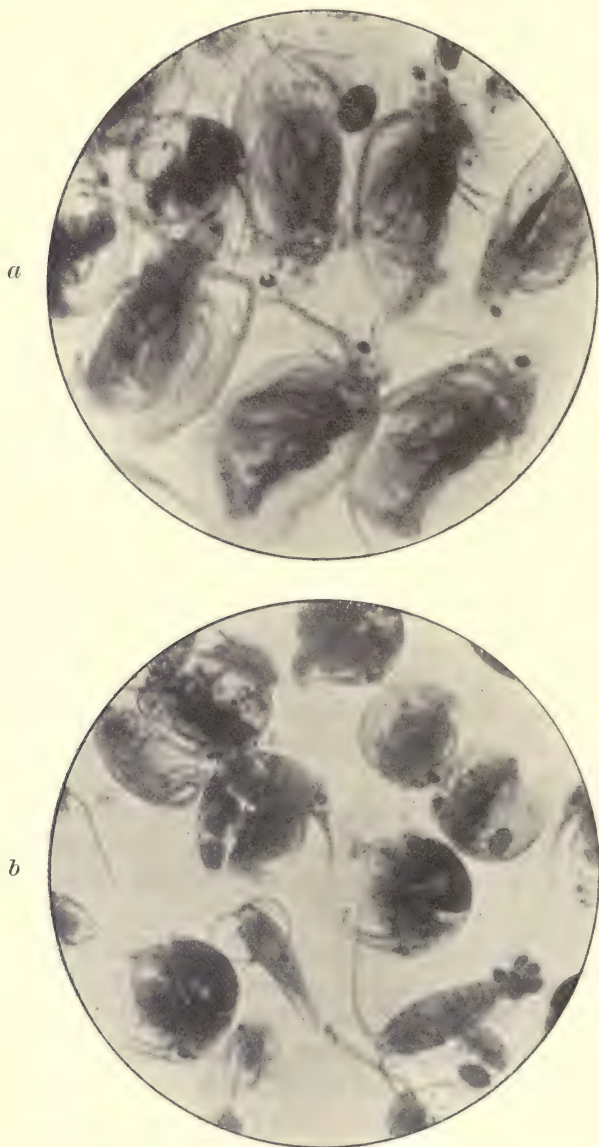


Fig. 49. *a* und *b* Cladoceren- (Daphnien- u. Bosminen-) Plankton.

am Ufer oder auf dem Grunde des Wassers aufhalten, teilt man die Nahrung ferner ein in Luft-, Plankton-, Ufer- und Bodennahrung. Viele Fische begnügen sich während ihres ganzen Lebens mit diesem Kleinzeuge, wovon



sie, wie unten des näheren erörtert ist, oft ungeheure Mengen vertilgen. Man hat solche Fische, zu denen die Cypriniden, Äschen, Felchen (Coregonen), Störe, Heringe, Sardinen, Makrelen u. a. gehören, als Friedfische



Fig. 50. *a* und *b* Copepoden- (Cyclops- u. Canthocamptus-) Plankton.

bezeichnet zum Unterschiede von den Raubfischen, welche größerer Beute nachjagen. Zu letzteren gehören u. a. im Süßwasser die Salmoniden, der Wels (*Silurus glanis* L.), die Rutte (*Lota vulgaris* L.), der Hecht (*Esox*

lucius L.), von Seefischen die Haie (Selachier), die Mehrzahl der Tiefseefische usw. Allbekannt ist die große Gefräßigkeit und Raubgier der Haie; dennoch wird von *Yung* angegeben, daß bei *Scyllium* der Magen meist mit Tintenfischen, wie *Oktopus* und *Loligo*, aber auch mit verschiedenen Krabben und Würmern angefüllt war. Auch die Rochen sind sehr gierig, begnügen sich aber mit kleineren Fischen, Krebsen und Mollusken, wie auch die Störe nach *Antipa* sich von ähnlichem Kleinzeug ernähren. Oft findet man den Magen der Störe nur von einer ganz einheitlichen Nahrung erfüllt. Die Zitterrochen (*Torpedo*) lähmen wahrscheinlich ihre Beutetiere durch elektrische Schläge. Bei *Raja* wird die Nahrung (Krebse u. a.) mittels der pflasterförmigen Zähne des kräftigen Kiefers richtig zerbissen, während ja sonst die Raubfische ihre Beute ungekaut verschlingen. Sehr große Verschiedenheiten herrschen bezüglich der Ernährung der Knochenfische. *Schlemm* teilt die Nahrung der einzelnen Fischarten ein in Hauptnahrung, Gelegenheitsnahrung, Verlegenheits- oder Notnahrung. Die Hauptnahrung besteht aus denjenigen Organismen, welche die Fische mit Vorliebe fressen, von denen sie sich im allgemeinen ernähren und die sie, wenn sie überhaupt dazu in der Lage sind, aller anderen Nahrung vorziehen. Die Gelegenheitsnahrung ist diejenige, welche der Fisch frißt, weil er gerade eine passende, bequeme Gelegenheit dazu hat. Als Verlegenheitsnahrung bezeichnet *Schlemm* diejenige, welche der Fisch zu sich nimmt, weil er eine ihm zusagende Nahrung nicht finden kann.

Sehen wir im folgenden von den typischen Großtierfressern (Raubfische im engeren Sinne) ab, so handelt es sich hauptsächlich um die sogenannten Friedfische, von denen ein großer Teil Planktonfresser ist (s. Fig. 49 u. 50). Unter diesen unterscheidet *Arnold* wiederum konstante Planktonkonsumenten, das sind solche Fische, bei denen Plankton die Hauptnahrung bildet. Dies gilt von einigen pelagisch lebenden Fischen, sowie insbesondere von allen Fischlarven und Jungfischen. Neben diesen gibt es temporäre Planktonfresser, Fische, welche in der Jugend von Plankton leben und später zur Ernährung mit Benthos-(Boden-)formen übergehen; *Steuer* rechnet zu ihnen auch jene Fische, die auch im erwachsenen Zustande Plankton als Gelegenheits- oder Verlegenheitsnahrung aufnehmen. Zur ersten Gruppe (konstante Planktonfresser) gehören von Süßwasserfischen die Renken (*Coregonen*) mit den übrigen Maränenarten, die Laube (*Alburnus lucidus* Heck.) und der Stint (*Osmerus eperlanus* L.), von marinen Fischen insbesondere die Clupeiden. So nährt sich der Stint nach *Steuer* im Frischen Haff und in russischen Seen von dem großen Planktonkruster *Leptodora*, im russischen Welio- und Plotowosee im Winter von kleineren Krustazeen, wie *Hyalodaphnia*, *Bosmina*, *Cyclops* und dem Rädertier *Anurea*. Von den beiden *Coregonen*arten des Neuenburger Sees ernährt sich nach *Fuhrmann* die eine (*Coregonus Schinzii* subsp. *palea* Cuv. u.



Val.) nahezu ausschließlich von *Bythotrephes longimanus*, während die zweite Art des genannten Sees (*Coregonus exiguus* subsp. *bondella* Fatio) eine gemischte Kost liebt, die aus Krustazeen, Insektenlarven, Würmern und Muscheln besteht; die letztere Art ist demnach nur ein temporärer Planktonfresser. In einem Magen des Schnäpel (*Coregonus oxyrhynchus* L.) zählte Huitfeld-Kaas etwa 50 000 Stück von *Bosmina*; ich selbst konnte den Darm von Grundlseelauben mit einem dicken Brei von *Hyalodaphnia* angepfropft vorfinden. Da die Coregonen zu den eifrigsten Planktonfressern gehören, besteht zwischen der vertikalen Verteilung des Planktons und dem Standorte dieser Fische ein ursächlicher Zusammenhang, welchen Hofer für den Bodensee sowie andere bayrische Seen ermittelte und der dem Netzfischfang von größtem Nutzen ist. Als temporäre Planktonkonsumentin ist die Plötze (*Leuciscus rutilus* L.) zu nennen, die in Ermangelung einer ihr sonst zusagenden Ufer- oder Luftnahrung Plankton als Verlegenheitsnahrung aufnimmt. Dasselbe gilt vom Brachsen (*Abramis brama* L.), der für gewöhnlich der Schlammfauna am Grunde nachgeht. Fehlt diese, dann greift auch er in die Zone des freien Wassers über, wo er Plankton findet. Dieses stellt indes eine richtige Nahrung vor, bei der er im Wachstum zurückbleibt und eine Kümmerform darstellt. Solche Kümmerformen, die heute eine eigene Zwergrasse vorstellen, sind die sogenannten „Schwarzreiter“; es sind Saiblinge, die sich an die Planktonnahrung angepaßt haben und aus Raubfischen Friedfische geworden sind.

Von Seefischen darf der Hering als typischer Planktonfresser angesehen werden. „So sind Copepoden (*Temora longicornis* und *Oithona*) nach Möbius die Hauptnahrung des Herings der westlichen Ostsee, von *Calanus finmarchicus* leben nach Nordgaard die Heringe an den norwegischen Küsten. Nach den umfassenden Untersuchungen von Brook, Calderwood und A. Scott ist die Hauptnahrung der Heringe an der Ostküste Schottlands eine andere als an der Westküste. An der Ostküste hat die große Mehrzahl aller Heringe ihre Hauptfresszeit vom Dezember bis April und nährt sich dann in der offenen See fast ausschließlich von *Hyperia* gelba, gegen Ende der Fraßzeit von Schizopoden (*Nyetiphanes norvegica*). An der Westküste fällt die Hauptfresszeit auf die Monate April bis September; die Nahrung sind hier Copepoden, später Schizopoden“ (Steuer). Weitere Planktonfresser sind die Sardelle (*Encraulis encrasicolus* L.), Sardine (*Clupea pilchardus* Walb.) und der Sprott (*Clupea sprattus* L.). Letztere müssen indes mehr den temporären Planktonkonsumenten zugezählt werden, da sich zuweilen auch Nahrung aus der Küstenregion in ihren Därmen vorfindet. Als Planktonfresser kann ferner der Mondfisch (*Orthogoriscus mola* Bl. Schn.) gelten; denn in seinem Magen fand Graeffe Medusen der Gattung *Aequorea*. — Wie wir sehen, kommt

dem Plankton als Fischnahrung eine große Bedeutung zu; dieselbe wird noch erhöht durch die Tatsache, daß die gesamte Fischbrut sich ausschließlich von demselben ernährt, und ein Fehlen bzw. Ausbleiben der Planktontiere mit einem Schlage die Vernichtung des gesamten Fischnachwuchses zur Folge hätte.

Die Mehrzahl der karnivoren Fische entnimmt indes ihre Nahrung der Ufer- und Bodenfauna. Für die Süßwasserfische haben die Organismen des Tiefenschlammes (*Tendipes* und *Tubifex*), sowie der „Aufwuchs“, d. h. die zahlreichen mikroskopischen Tiere, welche die Wasserpflanzen überziehen, eine große Bedeutung. Viele dieser Fische sind in der Jugend Pflanzenfresser, wie z. B. Döbel (*Squalius cephalus* L.), Barsch (*Perca fluviatilis* L.), Zander (*Lucioperca sandra* Cuv. u. Val.) und gehen erst später zur Fleischkost über. Vom Brachsen (*Abramis brama* L.) bemerkt *Sch i e m e n z*, daß er sich hauptsächlich an die Nahrung hält, welche ihm der schwarze Grundschlamm liefert (Larven von *Tendipes*, *Corethra* und *Ceratopogon* und *Tubifex*-würmer). In etwas höheren Regionen finden namentlich jüngere Exemplare auf Wasserpflanzen (*Charazeen*, *Wasserpest*) große Mengen kleiner Krebse (*Alona*, *Eurycercus* u. a.). Die Salmoniden unserer Gewässer fressen mit Vorliebe größere Kruster (*Gammarus*, *Asellus*), Insektenlarven (*Phryganiden*), Würmer, Mollusken und Fische, und werden, da sie ihresgleichen nicht verschonen, oft zu Kannibalen. Auch eine große Zahl der Seefische deckt ihren Nahrungsbedarf aus der Küsten- und Bodenfauna. So bilden die Hauptnahrung der Nutzfische (*Pleuronektiden*) Krustentiere und Muscheln. Die Scholle (*Pleuronectes platessa* L.) hält *F r a n z* dagegen für eine Allesfresserin; junge Tiere fressen hauptsächlich zarte Kruster und Jugendstadien von Muscheln, ältere Stadien größere Krustazeen, wie *Podoceros* und Muscheln wie *Mucula* u. a. Die Skariden oder Papageifische zerbeißen mit ihren scharfen Kiefern Polypen, Schwämme und Steinkorallen und bringen diese Partikel in ein paar Schlundtaschen. Sie gelangen von hier aus durch einen Akt, den die Alten „Wiederkauen“ nannten, zwischen die Pflasterzähne der Schlundknochen, wo sie zu einem Brei verrieben werden, dem der Darm die Nährstoffe entnimmt. Der Seewolf (*Anarhichas lupus* L.) nährt sich mit Krabben und Mollusken, die er ebenfalls mit seinen starken Kiefern zertrümmert. Die benthonischen Fische sind zum Teil Schlammfresser; als solche gelten z. B. die Meeräschen (*Mugiliden*), Chromisfische (*Chromiden*) und Riffische (*Pomacentriden*). Schlammfresser in gewissem Sinne sind auch viele Tiefseefische. Sie sind auf die Reste der tierischen und pflanzlichen Körper (*Detritus*) angewiesen, welche in Form eines feinen Regens von oberen Schichten in die Tiefe nieder-gehen. Die Mehrzahl der marinen Fische aber, namentlich die größeren pelagisch lebenden Arten, sind große Raubfische. Als Beispiele dienen die Haie und Thunfische, von denen die letzteren hauptsächlich Heringe und Makrelen verzehren.



Den Fleischfressern unter den Fischen stehen die Pflanzenfresser (herbivore) gegenüber. So oft Fische indes auch Pflanzenteile verzehren, so sind reine Pflanzenfresser sehr selten. Als ausschließlicher Vegetarier darf vielleicht der Gelbstriemen (*Box boops* Lin.), einer der häufigsten Fische der Mittelmeergewässer, betrachtet werden. In seinem durch beträchtliche Länge ausgezeichneten Darm fand *R ü d o l p h i* nur Tange (*Fucus*) und Seegras (*Zostera*). Von den Papageifischen (Skariden) nehmen einige Arten auch Ledertange auf. Von Süßwasserfischen neigt wohl die Rotfeder (*Scardinius erythrophthalmus* L.) am meisten zur vegetarischen Kost, auch die Nase (*Chondrostoma nasus* L.) pflegt mittels ihrer scharfkantigen Lippenränder Algen von Steinen abzuschaben. Ebenso nehmen verschiedene Brachsenarten (Abramiden) zeitweise Wasserpflanzen (*Isoëtes lacustris*) auf, doch bildet ihre Hauptnahrung wohl tierische Nahrung.

Zum Schlusse dieser Erörterungen sei noch als der wichtigste unter den Nutzfischen der Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) eigens berücksichtigt. In früheren Zeiten wurde dieser Fisch für einen Pflanzenfresser gehalten, erst *S u s t a* hat durch eingehende Darmuntersuchungen den strikten Nachweis erbracht, daß der Karpfen vorzugsweise Fleisch- oder Kleintierfresser sei. Als seine Hauptnahrung kann wohl die Ufer- und Bodenfauna angesehen werden, während die Schwebefaua oder das Plankton nebenbei aufgenommen wird, zeitweise aber auch als dicker Brei den Darmtraktus anfüllen kann. Sehr gern nimmt der Karpfen auch Luftinsekten auf, die ins Wasser fallen (Ameisen, Bienen, Wespen, Käfer, Fliegen). *S u s t a* führt einen Fall an, wo der ganze Darm eines Karpfens mit Ameisen dicht erfüllt war. Die Brut frißt gerne Pflanzenteile, Algenfäden von *Cladophora*, *Spirogyra*, auch Samen höherer Pflanzen werden aufgenommen; doch auch hier überwiegt tierische Kost.

Der Karpfen kann mit Recht als Allesfresser bezeichnet werden. Gerade diese Eigenschaft, verbunden mit seiner sonstigen Anspruchslosigkeit, dem raschen Wachstum u. a. hat ihn zum Objekt einer künstlichen, intensiven Zucht in Teichen und Seen gestempelt. Bei dieser werden die Fische mit Surrogaten tierischer und pflanzlicher Provenienz, wie Blutmehl, Fleisch- und Fischmehl, Reismehl, Melasse, Ölkuchen, Leguminosen (gelbe und blaue Lupinen) u. dgl. gefüttert. So günstig die künstliche Fütterung wirkt, so kann es wohl als sicher gelten, „daß ein gewisses Quantum von Nahrung für das Gedeihen unentbehrlich ist, und diese Mengen lassen sich nicht durch die bisherigen Methoden der künstlichen Fütterung ersetzen. Es gibt da eine scharfe Grenze, die nicht mit der absoluten Zuwachsgrenze des Teiches zusammenfällt. Sorgen wir für Vermehrung der Nahrung, so lohnt auch eine vermehrte Fütterung. Bleibt aber die natürliche Nahrung stabil, so haben auch kolossale Mengen an Futter nichts mehr geleistet“ (*C r o h n h e i m*). Der Grund liegt darin, daß die Verdauungsfermente,

welche sich in den lebendig vom Karpfen und anderen Kleintierfressern verschlungenen Nahrungstieren finden, für die höchsten Leistungen des Verdauungsapparates unentbehrlich sind.

Neben der Menge der verfügbaren Nahrung kommt für die Nahrungsaufnahme auch die von sehr verschiedenen Faktoren abhängige „Freßlust“ in Betracht. Als wechselwarme Fische sind die Tiere in ihrer Verdauung von der Temperatur des Wassers, in dem sie leben, direkt abhängig, so daß jeder Fisch ein Optimum, sowie eine obere und untere Grenze für seine Verdauung besitzt. Nach K n a u t h e ist die Freßlust und damit die Aufnahmefähigkeit beim Karpfen von 10 bis 15° C noch eine relativ geringe, sie erreicht dann bei 23—25° C ihr Optimum, um nach Überschreiten desselben selbst bei reichlichem Sauerstoffgehalt des Wassers wieder zu versagen. Ebenso ist die untere Grenze einer Nahrungsaufnahme nach S u p i n o bei 7° C gegeben; Fische, die im Freien gehalten wurden, nahmen Nahrung auf, solange die Temperatur höher als 7° war, sank sie aber unter diesen Wert herab, so hörte die Nahrungsaufnahme auf und das Gewicht nahm ab. Es ist daher die neuerdings aufgeworfene Frage, ob der Karpfen im Winter frißt, entschieden zu verneinen, sofern es sich um normal verlaufende Winter handelt. Fische, die in kaltem Wasser zu leben gewöhnt sind, verdauen dagegen bei minderen Temperaturen noch sehr gut, die Forelle z. B. am besten bei 12—14° C, wogegen die Verdauung bei 2° C, ebenso aber auch bei Temperaturen von 18° C ganz aufhört.

Die Fische sind im allgemeinen sehr gefräßig und können in günstigem Falle große Mengen von Nahrungsstoffen zu sich nehmen; im anderen Falle sind sie aber auch große Hungerkünstler. Es gelingt nicht selten, Karpfen 1—1½ Jahre ohne jegliche Nahrung im Aquarium zu halten. Gut gefüttert, legen die Fische viel Fett an, das alle Gewebe durchdringt; die Fische werden dann, wie der Züchter sagt, fett, bei mangelnder Nahrung werden sie dagegen schlaff und erreichen nur eine geringe Größe.

Wenn in den obigen Zeilen auf die Nahrung der Fische im besonderen etwas näher eingegangen wurde, so geschah dies mit Rücksicht auf die vor einiger Zeit erschienenen Arbeiten P ü t t e r s über die Ernährung der Wassertiere und Fische, welche in der gesamten Fachwelt großes Aufsehen erregt haben, zumal eine Bestätigung der Befunde eine völlige Umwälzung auf dem Gebiete der Ernährungsphysiologie zur Folge hätte.

Es sei indes hier bemerkt, daß die P ü t t e r s c h e Lehre nicht allein von physiologischer, sondern auch von zoologischer und botanischer Seite so ziemlich vollständig abgelehnt worden ist. Nachdem P ü t t e r für viele Tiere des Meeres den Beweis erbracht zu haben glaubte, daß sich dieselben von gelösten organischen Stoffen ernähren, dehnte er seine Untersuchungen auch auf Fische aus. Ohne in Abrede zu stellen, daß Fische auch geformte Nahrung aufnehmen, kommt P ü t t e r auf Grund seiner Untersuchungen



zu dem Schlusse, daß für die Erhaltung ihres Lebens die Aufnahme gelöster organischer Stoffe aus dem Wasser durchaus notwendig sei. Es wird sogar der Versuch gemacht, Fische in „Nährlösungen“ zu ziehen. Als solche kam einerseits unfiltriertes Seewasser, welches nur sehr geringe Mengen von Plankton enthielt, in Verwendung, anderseits wurden auch künstliche Nährlösungen (Asparagin, Glyzerin u. a.) bereitet und die Fische darin beobachtet. Um zunächst das allgemeine Resultat dieser Versuche vorwegzunehmen, so gingen alle derartig behandelten Fische einem langsamen Hungertode entgegen. Das Gewicht erfuhr eine stete Abnahme, doch hielten die Versuchsfische in der „natürlichen Nährlösung“ über 40 Tage ohne geformte Nahrung (abgesehen vom Aquariumplankton) aus. Das kann nicht wundernehmen, denn es wurde bereits oben darauf hingewiesen, welch große Hungerkünstler die Fische sind. Ein Fehler ist aber wohl der, daß P ü t t e r den Versuch nicht in filtriertem Seewasser ausgeführt hat, wo derselbe wohl ganz anders ausgefallen wäre. Was die „künstlichen Nährlösungen“ betrifft, so will P ü t t e r gefunden haben, daß z. B. der Goldfisch 56,2 % seines Gesamtumsatzes durch die zugefügten Stoffe gedeckt habe, während beim Stichling (*Gasterosteus*) sogar Stoffansatz in einer derartigen Nährlösung erzielt worden sei. Demgegenüber konnte L i p s c h ü t z unter Zugrundelegung von P ü t t e r s Versuchsanordnung an eigenen Versuchen den Nachweis erbringen, daß eine Verwertung von organischen Stoffen (Asparagin, Glukosamin, Tyrosin u. a.), die in gelöster Form Fischen, wie Karpfen und Aalen, dargeboten wurden, nicht stattfindet. Sehr bedenklich erscheint ferner in P ü t t e r s Untersuchungen die Methode, aus dem Stoffbestand (d. h. der Zusammensetzung) e i n e s Fisches am Anfang der Versuchszeit und dem eines a n d e r e n am Ende derselben den Verlust an Körpermasse bestimmen zu wollen, zumal wenn die Versuchsfische noch verschiedener Größe sind. Ein weiterer Vorwurf wird P ü t t e r von einigen Autoren gemacht, daß er die Literatur über die Ernährung der Fische nicht hinreichend oder nur einseitig benutzt habe. So legt P ü t t e r das Schwergewicht auf das Plankton und kommt unter Zugrundelegung der für den Nährwert verschiedener Planktonorganismen berechneten Zahlen zu dem Resultat, daß von den betreffenden Fischen (Stint, Finte, Karpfen) so große Mengen von Planktonkrebschen pro Tag verzehrt werden müßten, um den in der Wachstumsperiode beobachteten Stoffansatz zu ermöglichen, wie sie seiner Ansicht nach nicht bewältigt werden könnten. Auch zieht er aus dem jeweilig beobachteten Magen- resp. Darminhalt einen Schluß auf die Menge der aufgenommenen Nahrung.

Was nun den Wert des Planktons als Fischnahrung betrifft, so geht aus obigen Ausführungen deutlich hervor, daß dasselbe wohl einen wesentlichen Faktor für Jungfische und reine Planktonfresser darstellt, bei erwachsenen Friedfischen aber neben dem „Aufwuchs“, der Ufer- und Bodennahrung

zurücktritt. Und daß von Planktonfressern eine erhebliche Anzahl von Planktontieren verzehrt werden, die den Darm oft prall anfüllen, dafür sind in obigen Ausführungen auch einige Daten gegeben! Schließlich erscheint es ganz unzulässig, aus der Menge des in einem oder in einigen Fällen beobachteten Darminhalts einen Schluß zu ziehen, ob diese Mengen in einem richtigen Verhältnis zu den erforderlichen Stoffmengen stehen. Ich verweise nur auf die oben erwähnte Abhängigkeit der Freßlust der Fische von verschiedenen Temperaturen (Winterschlaf!).

## 2. Schutzfärbung, Mimikry, Fang- und Abwehrmittel.

Für jedes Tier, sei es, daß es andere verfolgt oder selbst Verfolgungen ausgesetzt ist, wird es von Vorteil sein, möglichst unauffällig zu erscheinen. Das ist nur dann der Fall, wenn es in Form und Farbe seiner Umgebung möglichst angepaßt erscheint. Das gilt auch von den Fischen, welche sich als Raub- und Beutetier gegenüberstehen oder auf niedrigere Tiere Jagd machen; bei ihnen gewinnt die Färbung eine hervorragende biologische Bedeutung. In diesem Sinne hat man, ähnlich wie bei höheren Tieren, auch bei den verschiedenen Fischen die Färbung als Schutz-, Warnungs-, Trutz- und Schreckfärbung zu erklären versucht (Jäger, Popoff, Kapelkin, Franz, Lagally u. a.).

Betrachten wir zunächst die Schutzfärbung. Bei einem Versuche, dieselbe zu erklären, tritt zunächst die Frage in den Vordergrund: Von welcher Art Feinden ist der Fisch bedroht? Einmal sind es Vögel und Säugetiere, die außerhalb des Wassers leben, aus der Luft ihre Beute erspähen und sich dann jählings auf dieselbe stürzen; auf der anderen Seite ist es die große Anzahl der Raubfische, die selbst ihresgleichen nicht verschonen. Gegen diese Feinde soll nun die Schutzfärbung einen gewissen Grad von Sicherheit bieten.

Betrachten wir die Färbung der Fische im allgemeinen, so lassen sich nach der Lebensweise der einzelnen Arten mehrere Gruppen unterscheiden, bei denen eine eigentümliche Übereinstimmung sofort auffällt. Zur ersten Gruppe gehören alle Fische, welche in klaren Flüssen und Seen leben (Weißfische, Coregonen); auch die Oberflächenfische des Meeres sind hierher zu rechnen. Sie besitzen durchwegs einen silberglänzend gefärbten Bauch, während der Rücken meistens dunkel gefärbt erscheint. Besonders schön ist der Silberglanz des Bauches und der Seiten bei allen an der Oberfläche des Meeres und klaren Seen lebenden Fischen. Durch die dunkle Färbung des Rückens sind nun all diese Fische gegen außerhalb des Wassers befindliche Feinde gut geschützt; denn infolge der Absorption, welche die Lichtstrahlen im Wasser erfahren, erscheint der Fisch, von oben gesehen, dunkel auf dunklem Grund und ist daher von oben sehr schwer zu erkennen. Wie



ist aber der Fisch gegen innere Feinde geschützt? Da in gleichen Wasserschichten fast nur gleiche Fische vorkommen, die als gegenseitige Nahrung kaum in Betracht kommen, die Raubfische vielmehr meist in tieferen Schichten stehen, so werden diese ihre Beute in einem gewissen Winkel über sich erblicken, und von dieser auch nur den Bauch und die Seiten. Nach P o p o f f können nun Lichtstrahlen, die auf die Wasseroberfläche von unten her unter einem Winkel von  $48^{\circ}$  (bei Salzwasser  $45^{\circ}$ ) treffen, dieselbe niemals durchdringen, sondern werden total reflektiert. Die Fische können nun infolge der seitlichen Lage ihrer Augen die Oberfläche des Wassers im allgemeinen höchstens unter einem Winkel von etwa  $45^{\circ}$  sehen; es werden somit nur solche Lichtstrahlen in ihr Auge gelangen, die an der Wasseroberfläche eine Totalreflexion erfahren haben. Infolge dieser erscheint dem Fischauge aber die Wasseroberfläche als silberglänzende Fläche. Gleichfalls silberglänzend erscheinen ihm nun auch Seitenflächen und Bauch seiner Beute, die sich dadurch kaum merklich vom Hintergrund abhebt und sich somit den Blicken seines Verfolgers entzieht. Demgegenüber glaubt F r a n z, daß die Wasseroberfläche von innen die verschiedenartige, bald bläuliche, bald grünliche, bald bräunliche Farbentönung des ganzen Gewässers spiegele und auch der Silberglanz der Fische etwa als Spiegel aufzufassen sei; infolge seines spiegelnden Glanzes wird der Fisch jeweils die Farbe annehmen, die dem Gewässer eigen ist, und dadurch dem Auge des Verfolgers entrückt. Auch können, wie K a p e l k i n meint, bei manchen an der Oberfläche lebenden Fischen infolge von Kräuselungen der Wasseroberfläche diese selbst und ebenso der Fischkörper für das Auge anderer Fische vorübergehend hell aufleuchten, mithin beide silbern schimmern, wodurch sie sich einander gleichen.

Die zweite Gruppe von Fischen umfaßt jene, welche am Grunde der Gewässer sich aufhalten. Die ganze Körperoberfläche derselben ist dunkel, mit Längsstreifen, mäandrisch verlaufenden Zeichnungen, großen oder kleineren Flecken bedeckt, während die Bauchseite ein fahlgraues oder lichtet Aussehen aufweist. In diese Kategorie gehören auch jene Fische, denen außerdem noch eine durch die Chromatophoren ermöglichte aktive Farbenanpassung eigen ist. Von Süßwasserfischen sind hier zu nennen die Rutte (*Lota vulgaris* Cuv.), die Grundel (*Gobio fluviatilis* Cuv.), der Koppen (*Cottus gobio* L.), der Wels (*Silurus glanis* L.), der Schlammpeizger (*Cobitis fossilis* L.) u. a.; von Seefischen die artenreiche Familie der Plattfische (Pleuronektiden), denen die erwähnte aktive Farbenanpassung in hohem Maße zukommt. Sie pflegen den Untergrund, auf dem sie liegen, täuschend nachzuahmen. „Legt sich z. B. einer auf sandigen Grund, so währt es nicht lange, und Färbung und Zeichnung entsprechen diesem Grunde; die gelbliche Farbe tritt hervor, die dunklere verschwindet. Bringt man denselben Fisch, wie es in kleineren Behältern oft genug geschieht,

auf anderen Grund, z. B. auf grauen Granitkies, so geht die Färbung sehr bald in dieselbe über, die der Grund hat: die früher gelblich erscheinende Scholle, Butte oder Zunge wird grau. Den Fischen ist es wohl bekannt, daß in diesem Teil des Meeres, der Färbung des Bodens stets entsprechend, dieselbe Art der Flachfische dunkel, in jenem lichtgefärbt ist“ (nach Brehm).

In ähnlicher Weise wie die Plattfische besitzt auch die Forelle (*Trutta fario* L.) eine außerordentlich große Farbenanpassungsfähigkeit, die ihr als Schutzfärbung dient. Neben fast schwarzen oder dunklen Forellen gibt es alle Abstufungen bis zu solchen mit hellen Tönen. Forellen mit kräftigen Augenflecken kommen in kleinen reißenden Bächen und in kleinen Alpenseen vor, in großen Seen mit kiesigem Grunde sind sie hell silberfarben und die Augenflecken mit schwarzen Flecken untermischt; in Seen mit schlammigem oder Torfgrund sind sie von dunkler Färbung, in Höhlengewässern fast schwarz. Eine große Farbenanpassung an das umgebende rote Gestein besitzt auch die Helgoländer Varietät des Dorsches (*Gadus morrhua* L.), welcher eine völlig rote Farbe angenommen hat.

Sehr interessant gestaltet sich ferner die Schutzfärbung zweier Süßwasserfische, vom Barsch (*Perca fluviatilis* L.) und Hecht (*Esox lucius* L.). Beide Fische besitzen bekanntlich eine dunkle Querbänderung, die mit ihrer Lebensweise eng zusammenhängt. Als große gefräßige Raubfische halten sie sich nämlich mit Vorliebe zwischen Schilf und anderen Wasserpflanzen auf und lauern daselbst auf Beute. Durch die vertikale Körperstreifung werden nunmehr die Schilfstengel oder Rohrrhalme nachgeahmt und dadurch die Körper beider Fische dem Auge des Beutetieres entzogen. Die Schutzfärbung von Hecht und Barsch ist weniger als Schutz gegen ihre Feinde als vielmehr als Maske ihrer Beute gegenüber aufzufassen.

Die dritte Gruppe der Fische mit Schutzfärbung umfaßt die Tiefseefische. Beim Übergang zum Tiefseeleben schwindet der Silberglanz der sonst pelagisch lebenden Seefische und macht einer monotonen Schwarz- oder Rotfärbung Platz, welche, wie schon S. 96 hervorgehoben wurde, offenbar der beste Schutz gegenüber dem Beleuchtetwerden darstellt.

Ein anderer Typus von Färbung, gewissermaßen das Widerspiel der Schutzfärbung, ist die selten auftretende **Warn- und Ekel färbung**, auch **Trutz färbung** genannt. Derart ausgezeichnete Tiere machen sich bemerkbar, um nicht gefressen zu werden. So ist von Landtieren bekannt, daß die schwarze Farbe in Verbindung mit Rot und Gelb als Warnungsfarbe auftritt. Im Meere dürften Rot und Gelb in Gegenwart der rötlichen Farben auf dem Meeresboden und zwischen den Algen eher Schutz als Trutzfarben darstellen. Dagegen kann hier Schwarz, in Kontrast zu hellem Hintergrund, als Warnungsfarbe gedeutet werden. Mit der Warnfärbung hängt die der **Schreck färbung** auf das engste zusammen. Sie ist auch oft mit der Fähigkeit der Veränderung der äußeren Körperform



verbunden. Manche Tiere verstehen es, sich im Momente der Gefahr ein äußerst bösesartiges Aussehen zu geben oder überraschende Farben zu zeigen, wodurch der Angreifer verblüfft wird und von seinem Opfer abläßt. Unter den Fischen sind derartige Erscheinungen besonders von Aquarienzüchtern des öfteren beobachtet und beschrieben worden, doch entziehen sich diese meiner Beurteilung. Auch wird vom Knurrhahn (*Trigla*) berichtet, daß er die Eigenschaft habe, sofern er erschreckt wird, seine große Brustflosse mit ihrer Unterseite nach oben zu kehren und flächenartig auszubreiten, wodurch dann auf irisierendem Grunde plötzlich ein großer Augenfleck erscheint. Man deutet diese Erscheinung im Sinne eines Abschreckmittels. Ähnliche Verfärbungen sollen auch den Cichliden zukommen.



Fig. 51. *Phyllopteryx eques* Gth. zwischen Algen. (Nach Günther.)

In einigen seltenen Fällen gesellt sich der Schutzfärbung eine weitere Ähnlichkeit mit bestimmten Objekten der Natur, die den Wert einer Schutzanpassung hat und von Entz *Pseudomimikry* genannt wurde, im Gegensatz zur echten *Mimikry*. Letztere besteht in der Nachahmung eines „immunen“ Tieres, das in irgendeiner Weise, sei es durch unscheinbare Färbung, durch Gift oder andere Waffen vor seinen Verfolgern geschützt erscheint. Dieser Begriff der *Mimikry* wurde leider allmählich ausgedehnt auf die verschiedenste Nachahmung der Umgebung, so daß sich heute fast an jede Färbung und Zeichnung eine spezielle *Mimikrytheorie* knüpft, was natürlich nicht zulässig erscheint. Was nunmehr die *Pseudomimikry* unter den Fischen betrifft, so seien an dieser Stelle zwei eklatante Beispiele dafür angeführt. In erster Linie der Fetzen- oder Algenfisch (*Phyllopteryx eques* Günth.), dessen lange, flottierende und grün gefärbten Hautfortsätze Algensprosse nachahmen (s. Fig. 51). Wenn der

Fisch an seinem gewöhnlichen Wohnort zwischen Algen steht, ist es sehr schwer, seiner überhaupt ansichtig zu werden, so vollkommen gleicht er einem Blattbündel. In analoger Weise gleichen die zahllosen, blattartigen Hautanhänge des kleinen Fischchens *Antennarius histrio* Günth. den Wasserpflanzen, zwischen denen es sich aufhält (P l e h n). Schließlich könnte man noch als Beispiele einer Pseudomimikry die Seenadeln (*Syngnathus*) und Seepferdchen (*Hippocampus*) anführen.

Dagegen sind Fälle von echter Mimikry unter den Fischen nur selten zur Beobachtung gelangt. Einen solchen führt Mastermann von der gemeinen Seezunge (*Solea vulgaris* Qu.) an. Die rechte oder obere Brustflosse dieses Plattfisches ist gut entwickelt und besitzt auf ihrer oberen Hälfte einen großen tiefschwarzen Fleck, der bei den jungen Zungen auffälliger ist als bei den alten, sich aber auch bei diesen in ansehnlicher Entfernung deutlich erkennen läßt. Bei Annäherung von Feinden bleibt die Zunge wie der Steinbutt und die Scholle regungslos im Sande vergraben liegen, wobei die Fähigkeit, im Einklang mit den Beleuchtungsverhältnissen die Farbe zu verändern, das Versteckspiel wesentlich unterstützt. Sobald der Fisch aber aufgestört wird und sein Heil in der Flucht sucht, richtet er die obere Brustflosse scharf auf und breitet sie gleich einer schwarzen Flagge aus, ähnlich wie das Petermännchen (*Trachinus*), welches zu den Fischen mit Giftorganen gehört, von denen sogleich unten ausführlich die Rede sein wird.

Für die Auffassung des Verhaltens der Seezunge als einer echten Mimikryerscheinung sprechen verschiedene Tatsachen, so die ähnliche oder gleiche örtliche Verbreitung der Seezunge und des Petermännchens, dieselbe Tiefenverbreitung beider Fische, sowie die Eigentümlichkeit, daß die Brustflosse anderer Plattfische, selbst anderer Soleaarten, nicht schwarz gefärbt erscheint.

Ist somit, wie wir gesehen haben, die Färbung ein geeignetes Schutzmittel im Kampfe zwischen Raub- und Beutetier, welches insbesondere ein gewisses Verborgenbleiben vor dem Feinde bezweckt, so steht diesem eine Reihe von Mitteln gegenüber, die darauf hinauslaufen, auch nach erfolgter Entdeckung dem Räuber die Lust oder den Mut zu nehmen, sich der Beute wirklich zu bemächtigen. In diesem Sinne ist bei Fischen vor allem zu nennen die Ausbildung von starren Stacheln, welche den Angriff des Feindes abzuwehren suchen. Die Stacheln sitzen entweder in den Flossen, sind aber auch am Kiemendeckel und in der Augengegend angebracht; sie können nach Belieben des Fisches aufgerichtet oder niedergelegt werden. Bei manchen Fischen, wie z. B. dem Petersfisch (*Zeus faber* L.), ist sogar ein eigenes Sperrgelenk vorhanden, welches dem Fische in hohem Maße das Aufrechterhalten seiner wimpelreichen Flosse erleichtert (Thilo). Die meisten Fische mit Stacheln als Verteidigungswaffen umfaßt die Klasse der Stachelflosser (*Acanthopterygier*), zu welcher der Flußbarsch (*Perca fluviatilis* L.),



Zander (*Lucioperca sandra* Cuv. u. Val.), Schrätzer (*Acerina schraetzer* L.), Seebarsch (*Labrax lupus* Cuv.) u. a. gehören. K a m m e r e r beobachtete bei erstgenannten Fischen Droh- und Abwehrstellungen, welche durch Spreizung aller Stachelstrahlen und der Kiemendeckel dokumentiert werden. Ähnliches ist ja vom Stichling (*Gasterosteus*) bekannt, der mit großem Mute sein Nest verteidigt und selbst die menschliche Hand nicht verschont. In den meisten Fällen werden die Stacheln dem Besitzer von großem Nutzen sein, sie bieten aber vor übermächtigen Räubern keineswegs sicheren Schutz. Denn es wurden z. B. Barsche im Aal- und Hechtmagen und Stichlinge in dem von Hechten und Forellen gefunden (s. Fig. 52).

Häufig verbindet sich nun mit den Stacheln eine Giftdrüse, welche ein heftiges Gift (Toxalbumine) erzeugt, das, in die Wunde des Angreifers gebracht, dessen Tod herbeiführt. Die Zahl dieser giftigen Fische



Fig. 52. Hecht (*Esox lucius* L.) einen Barsch (*Perca fluviatilis* L.) verschlingend.  
(Aufnahme nach einem im Stellnetz gefangenen Exemplare.)

ist eine nicht geringe. Je nach Bau oder Anordnung der Giftapparate unterscheidet K o b e r t, dem ich die nachfolgenden Ausführungen entnehme, die Giftfische in drei Untergruppen:

1. Fische, welche eine am Gaumen befindliche, mit Giftdrüsen ausgekleidete weite Tasche besitzen, die sich nach einigen Gaumen- und Maxillarzähnen hin entleert und dadurch deren Biß giftig macht. Hierher gehören z. B. die Muräne des Mittelmeers (*Muraena helena* L.) und die Muräne des Atlantischen Ozeans (*Muraena moringa* Cuv.).

Die Muräniden haben mit ihrem Giftapparate eine gewisse Ähnlichkeit mit den Schlangen, doch sind bei ihnen die „Giftzähne“ weder mit einem Kanal noch mit einer Rinne versehen; sie verursachen durch Zubeißen eine Wunde, in welche das Drüsensekret aus der Gaumentasche tritt.

2. Fische mit Giftdrüsen an (meist drei) Stacheln der Kiemendeckel. Das Gift fließt durch die hohlen Stacheln in die Wunden, welche das Anfassen des Fisches dem Menschen verursacht. Die Giftdrüsen funktionieren in der Regel nur in der Laichzeit. Hierher gehören die beiden Vertreter der als Seeskorpione bezeichneten Fische, nämlich *Cottus scorpius* L. und *Cottus bubalis* Euphr. (Seebulle); ferner die Familie der Knurrhähne (*Trigliden*), von denen die gemeine Seeschwalbe (*Trigla hirundo* Bl.) und der graue Knurrhahn (*Trigla gunardus* L.) die bekanntesten Vertreter sind.

3. Fische mit Giftdrüsen, die außer am Kiemendeckel an jeder anderen beliebigen Stelle des Körpers ihren Sitz haben. Stets sitzen die Drüsen

neben einem Giftstachel, an welchem oder durch welchen das Gift in die Wunde fließt. Die Giftdrüse kann für gewöhnlich offen sein, oder sie ist an sich ein geschlossener Sack und öffnet sich nur, wenn ein starker mechanischer Druck auf sie ausgeübt wird. Diese Gruppe umfaßt die Mehrzahl der als Giftfische bekannten Arten. Als Beispiel jener Giftfische, welche den Giftapparat in Gestalt eines Stachels vor der Rückenflosse besitzen, ist der Stöcker (*Caranx trachurus* L.) zu nennen. In der Nordsee sind zwei Arten der Gattung *Trachinus*, das Petermännchen (*Trachinus draco* L.) und die Viperqueise (*Trachinus vipera* Cuv.) giftig. Diese Fische besitzen sowohl am Kiemendeckel als auch in den ersten Strahlen der Rückenflosse Giftapparate. Die Stacheln sind in ihrer ganzen Länge jederseits mit einer Rinne versehen, in welcher der Ausführungsgang der sackartigen Giftdrüse in Gestalt eines zarten Röhrchens liegt und so das Gift bis fast zur stahlharten Spitze des Stachels fortleitet (Taschenberg). Die Lebensweise ist am besten für die Viperqueise bekannt. Der Fisch liegt in der Regel im Sande vergraben; nur die Spitze des Kopfes mit den Augen und dem Maule, sowie die Rückenflosse ragen daraus hervor. In solcher Lage lauert der Fisch auf Garneelen und Fischbrut, die seine Nahrung bilden. Das Petermännchen zeigt ähnliche Gewohnheiten. Bei beiden Fischen ist die erste Rückenflosse von hervorstechender schwarzer Farbe. Bei Bedrohung wird die Flosse aufgerichtet und in auffälligster Art ausgebreitet. Die Flosse stellt ein „schwarzes Gefahrsignal“ in Hinblick auf die Giftigkeit der Fische hin (s. S. 150). Übt dieses Abschreckungsmittel keine Wirkung aus, dann tritt der Giftapparat in Funktion. Auch ein dritter Trachinide, der im Mittelmeer lebende Sterngucker (*Uranoscopus scaber* L.), hat eine aufrichtbare erste Rückenflosse von kohlschwarzer Farbe, die ebenfalls ein Warnungssignal darstellt; denn der Fisch besitzt einen furchtbaren Stachel am Kiemendeckel und soll giftig sein.

Zu jenen Giftfischen, welche mit vollkommenstem Giftapparat, d. i. mit Hohlstacheln, ausgerüstet sind, die das Gift an ihrer Spitze austreten lassen,

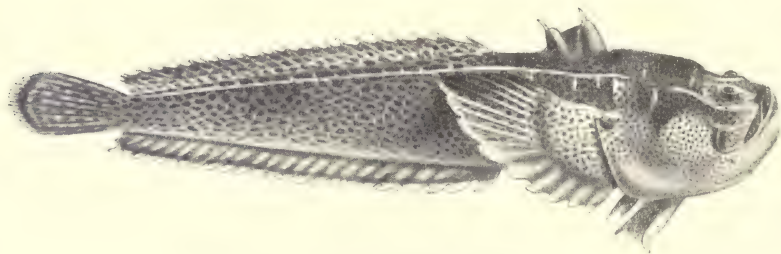


Fig. 53. *Thalassophryne reticulata*.

gehören die beiden tropischen Fische *Thalassophryne reticulata* und *maculata*, auch „Meerkröten“ genannt (s. Fig. 53). Beide besitzen einen doppelten



Giftapparat, den einen am Kiemendeckel, den anderen am stacheligen Teile der Rückenflosse. „Am Rande des Kiemendeckels ragt ein etwas nach oben

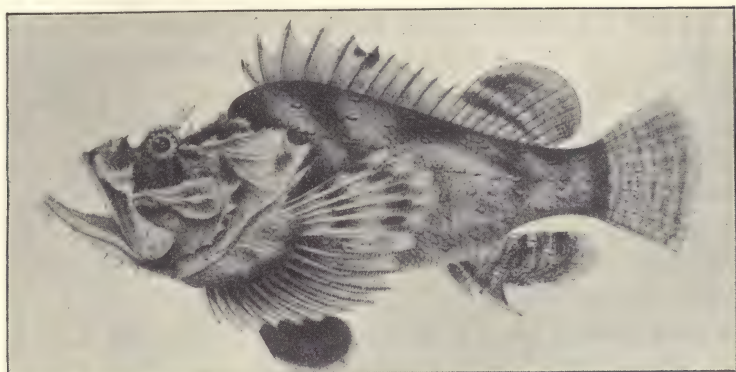


Fig. 54. *Scorpaena diabolus*.

gebogener, konischer, stilettartiger Fortsatz hinter dem Kopfe hervor, und hinter dem Kopf haben die beiden ersten Stacheln der Rückenflosse die gleiche Beschaffenheit, da sie von einem Kanal durchbohrt sind, und wenn sie sich aufrichten, aus ihrer Spritze das Gift austreten lassen“ (Taschberg). Einer weiteren Familie derselben Fischordnung gehören die Drachenköpfe (*Scorpaenidae*) an. Sie haben einen seitlich zusammengedrückten Körper von länglicher Gestalt, der vielfach eigentümliche Hautanhänge zum Anlocken der Beute trägt, wodurch sie oft ein abenteuerliches Aussehen erhalten. Von den beiden Rückenflossen, die miteinander zusammenhängen, ist die erste stachelig und steht in Verbindung mit einer Anzahl von Giftdrüsen. Während aber der Meereber (*Scorpaena porcus* L.) und die Meersau (*Scorpaena scrofa* L.) nicht giftig sind und nur durch den bloßen Stich mit ihren spitzen Stacheln schmerzhaft Wunden verursachen, besitzt der „Seeteufel“ (*Scorpaena diabolus* Cuv. Val.) einen richtigen Giftapparat (s. Fig. 54). Die Drachenköpfe sind Grundfische, liegen träge im Sand oder zwischen den mit Algen bedeckten Felsen, und lauern daselbst auf Beute, die meistens aus kleineren Fischen besteht. Nahe verwandt mit ihnen sind die „Fittichgroppen“ (*Pterois*), welche ebenfalls weniger giftig, als vielmehr wegen des Stiches der Flossenstrahlen sehr gefürchtet sind, zumal die feinen Spitzen derselben leicht abbrechen und in der Wunde stecken bleiben. Eine weitere nahe verwandte Gattung der gleichen Familie ist *Synanceia*, mit *Synanceia horrida* L. und *Synanceia verrucosa* Schrad. (der Zauberfisch oder Laff) als Vertreter. Beide Arten sind sehr giftig. Sie besitzen zu beiden Seiten der Rückenflosse einen langen, prall mit Gift gefüllten, geschlossenen Sack, welcher erst durch eine kräftige Druckwirkung zum Platzen gebracht werden muß, damit das Gift vermittle der gefurchten dreizehn Flossenstrahlen in die Wunde überfließen kann. Der Schmerz, welchen der Stich der Rücken-

stachel auslöst, hält, wie Klunzinger berichtet, mehrere Stunden an und ist heftiger als nach einem Skorpionstich.

Daß auch die Seebarsche (Serraniden) unter den Giftfischen genannt werden, sei hier nur kurz erwähnt, da die Ansichten darüber noch auseinander gehen. Alle bisher genannten Giftfische gehören der Gruppe der Stachelflosser (Acanthopterygier) an. Aber auch unter den Weichflossern (Physostomen) finden wir in der Familie der Welse (Siluriden) einige Vertreter. Zu nennen wären hier *Plotosus canius* Hum. und *Plotosus anquillaris* Bl. Die Rückenflosse dieser Tiere besitzt einen starken, langen, hohlen Stachel, der mit einem Giftapparate in Verbindung steht. Beim Stich bricht die feine geschlossene Spitze des Stachels ab und das Gift entleert sich in die Wunde.

Zum Schlusse muß erwähnt werden, daß auch unter den Selachiern den Rochen (Rajiden) Giftwirkungen zugeschrieben werden. Unter diesen sollen die beiden Familien der Stechrochen (Trygoniden) und Adlerrochen (Myliobatiden) diese Eigenschaften besitzen. Der gemeine Stechrochen (*Trygon pastinaca* L.) hat auf seinem langen Schwanz mehrere mit Widerhaken versehene Stacheln als Ersatz für die Rückenflosse und ist imstande, mit denselben schmerzhaft Wunden zuzufügen. Die Stacheln sind weder hohl noch gefurcht und sollen jährlich durch neue ersetzt werden. Werden die Fische gereizt, so schlingen sie den biegsamen Schwanz um den Gegenstand ihres Zornes und drücken dabei die Stacheln in die Wunden. Die Verletzung, die an und für sich schon eine schwere ist, wird noch schlimmer durch einen giftigen Schleim, welcher von der Oberfläche des Fisches abgeschieden wird und an den zerrissenen Wundrändern zurückbleibt, die dann zu heftigen Entzündungen neigen. Auch der Teufels- oder Adlerrochen (*Myliobatis aquila* L.) soll vermöge seines starken Rückenstachels ähnliche Wunden schlagen können. Endlich muß bemerkt werden, daß auch die Petromyzonten oder Neunaugen in gewissen Hautdrüsen ein giftiges Sekret bilden, das aber in keiner Weise aktiv einem anderen Tiere beigebracht wird, es sei denn, das Neunauge werde von einem solchen als Nahrung benutzt.

Die Rochen führen zu jenen Fischen über, welche nicht allein Defensivwaffen besitzen, sondern sich derselben hauptsächlich zur Erlegung ihrer Beute bedienen. Zu den gefürchtetsten Räubern zählen vor allem der Schwertfisch (*Xiphias gladius* L.) und der Sägefisch (*Pristis antiquorum* Lath.). Ersterer besitzt einen langen, spitzigen, schwertförmigen Oberkieferfortsatz, der eine furchtbare Angriffswaffe darstellt. Mit diesem macht er auf Thunfische Jagd, indem er sie mitten durch den Körper aufspießt, und sogar Walfische nicht verschont. Vielfach wird bestätigt, daß Schwertfische zuweilen Boote angreifen, dieselben von unten durchstoßen und zum Sinken bringen. Dabei pflegt das „Schwert“ abzubrechen und in der Holz-



wand stecken zu bleiben. So wird im British Museum das Stück einer zwei Zoll dicken Planke eines Walbootes aufbewahrt, das ein Schwertfisch durchbohrt hat. Ein zweiter gefürchteter Räuber ist der den Rochen nahestehende Sägefisch. Die „Säge“, welche seine Angriffswaffe bildet, besteht aus drei bis fünf zylindrischen Hohlrohren, die nebeneinander liegen, gegen das Ende zu immer schmaler zulaufen und von einer Knochenablagerung umhüllt werden. Die Zähne der Säge sind in tiefe Alveolen dieser Verknöcherung eingepflanzt. Sägefische sollen ihre Waffe dazu benutzen, sie in den Leib von Beutetieren einzustoßen und diesen Fleischstücke herauszureißen. In neuerer Zeit wird von verschiedenen Autoren diese Funktion der „Säge“ stark angezweifelt und der Meinung Ausdruck gegeben, daß sie viel eher zum Aufwühlen des Meeresbodens benutzt wird, wobei die seitlichen Zähne wie die Zinken eines Kammes die im Schlamm verborgenen Nahrungstiere, wie Würmer, Krustentiere u. dgl., zurückhalten.

Zu Fischen, die mit besonderen Angriffswaffen ausgestattet sind, zählen die elektrischen Fische. Über den Bau des elektrischen Organs war schon auf S. 18 ausführlich die Rede. Die Fähigkeit, elektrische Schläge auszuteilen, kommt einer größeren Anzahl von Fischen zu, doch variiert die Stärke der entwickelten elektromotorischen Kraft bei den verschiedenen Arten. Während die Mehrzahl (etwa fünfzig) zu den schwachelektrischen („pseudoelektrischen“) gezählt wird, kennt man nur wenige Fische als stark-elektrische. Zu ersteren gehören u. a. die Rochen und die die Gewässer Afrikas bewohnenden Schnabelfische (Mormyriden). Der Sitz des elektrischen Organs ist bei diesen Fischen im Schwanz; doch ist der von ihm erzeugte elektrische Strom so schwach, daß er nur mit Hilfe von Galvanometern nachzuweisen ist. Eine Wirksamkeit als Angriffs- oder Verteidigungswaffe erscheint daher ziemlich ausgeschlossen. Anders ist es mit den stark-elektrischen Fischen, die durch den Zitterrochen (*Torpedo marmorata* Risso. und *Torpedo ocellata* Rud.), den Zitteraal (*Gymnotus electricus* L.) und den Zitterwels (*Malopterurus electricus* Lacép.) vertreten sind. Beim Zitterrochen liegen die elektrischen Organe in Gestalt einer umfangreichen Masse seitlich von den Kiemen, beim Zitterwels umgeben sie wie ein Mantel fast den ganzen Leib und sind an den Seiten am stärksten entwickelt, beim Zitteraal nehmen sie die ganze Unterseite des langen Schwanzes ein. Für die Größe der Leistungen, die die genannten Fische vollbringen, ist maßgebend die Zahl der einzelnen Fächer oder Kästchen, die wie eine Unmenge hintereinander geschalteter, winziger Elemente wirken. Die Zahl der Platten beträgt beim Zitterrochen 377, beim Zitteraal etwa 6000. Der Schlag erfolgt nur auf Impulse vom Nervensystem her, mit dem jede Platte in Verbindung steht. Das Zentrum der Innervation bildet beim Zitterrochen ein eigener Lappen (*Lobus electricus*), beim Zitterwels wird die ganze Zahl der Fächer einer Körperhälfte von nur einer einzigen riesigen Ganglienzelle aus

versorgt. Die Frequenz der einzelnen Entladungen ist eine sehr hohe. Beim Rochen kann man bis 150 pro Sekunde zählen, beim Zitterwels je nach der Temperatur 100—280 (P ü t t e r). Die Zeit und Stärke der Entladung unterliegt vollständig der Willkür des Fisches. Nach einiger Zeit, zumal wenn ein Tier mehrere Schläge ausgeteilt hat, erschöpft sich die Kraft und es bedarf längerer Ruhe und Nahrungszufuhr, um sie wiederherzustellen. Ebenso kann durch Durchschneiden der vom Gehirn zuführenden Nerven das elektrische Organ außer Tätigkeit gesetzt werden.

Wie schon erwähnt, dient das elektrische Organ dem Besitzer in erster Linie zur Überwältigung, Betäubung oder Tötung der Beutetiere, kann aber natürlich auch zum Verteidigungsmittel gegen Feinde werden. Neuere Untersuchungen über den Zitterrochen haben ergeben, daß dessen elektrische Entladungen von außerordentlicher Kraft sind und hinreichen, um ein Pferd mit einem Schlage zu Boden zu strecken. Auch der südamerikanische Zitteraal verfügt über eine starke elektromotorische Kraft. Fische und Frösche werden von ihm sofort getötet und dann von dem gefräßigen Räuber verschlungen. Auch wird berichtet, daß durch die Entladungen seiner Batterie Menschen und Lasttiere, sofern sie die Furten der Flüsse passieren, gelähmt und hingestreckt werden können. Über relativ schwache Entladungen verfügt der Zitterwels, doch reichen sie hin, um kleinere Nahrungstiere zu töten. Der Fisch liegt träge im Schlamm des von ihm bewohnten Gewässers und lauert hier verborgen auf Beute.

### 3. Synökie, Symbiose, Parasitismus.

Die Beziehungen zwischen Raubtier und Beute sind stets feindliche, da ersteres die rasche Vernichtung der letzteren im Auge hat. Nun gibt es im Tierreiche zwischen den Bewohnern desselben Wohngebietes noch eine Reihe von Beziehungen, die, wie K r a e p e l i n sagt, nichts weniger als freundliche sind, keinesfalls aber die unmittelbare Vernichtung der einen Partei bezwecken. Es ist ja bekannt, daß unter dem Einfluß gleicher Lebensbedingungen in einem Bezirk nicht nur Individuen derselben Art, sondern auch solche verschiedener Art gesellig leben, ohne sich weiter zu beeinflussen als durch Nachbarschaft und mehr oder weniger ähnliche Bedürfnisse der Nahrung und Atmung. Bei genauerem Studium erweisen sich die Beziehungen dieser Lebensgemeinschaften (Biocönos) sehr mannigfaltig und lassen sich, da man die Biologie vieler Tiere, zumal von Meerbewohnern, nicht genau kennt, nur schwer in ein bestimmtes Schema einreihen. Das gilt auch von den Fischen; hier handelt es sich meist um kleine Formen, deren Lebensweise dem Auge des Forschers noch vielfach entgangen ist.

Im allgemeinen pflegt man bei Tieren, welche andere zu eigenem Vorteil ausnutzen, zu unterscheiden zwischen echten S c h m a r o t z e r n oder



**Parasiten** und solchen, die aus irgendeinem Grunde ihren Vorteil in der Vergesellschaftung mit dem Wirtstier finden. In letzterem Falle kann nun das Zusammenleben zweier oder mehrerer Individuen von gegenseitigem Nutzen sein, wobei dieselben entweder vollkommen auf einander angewiesen sind und daher stets nur miteinander gefunden werden (**Symbiose**), oder auch voneinander unabhängig vorkommen (**Mutualismus**).

Man pflegt ferner die Vergesellschaftung mit dem Wirtstier als **Synökie** zu bezeichnen, wenn das eine Tier mit dem Wirtstier die Wohnung teilt, und unterscheidet zwischen **Epöken**, **Synöken** und **Paröken**, je nachdem der betreffende Gast auf oder in dem Wirtstier wohnt oder dessen Wohnung teilt bzw. sich nur in der Nähe des Wirtstieres aufhält. Findet das Gasttier dabei zugleich seine Nahrung, so wird es als **Kommensal** bezeichnet. Der Kommensal wird vom Wirt an dessen Tisch empfangen, um mit ihm seine Nahrung zu teilen. Er lebt nicht auf Kosten seines Wirtes; alles, was er wünscht, ist eine Unterkunft und etwas von dessen Überfluß (**van Beneden**).

Betrachten wir vorerst die Synökie bei Fischen. Das bekannteste Beispiel ist wohl der Schiffshalter (*Echeneis*), welcher sich vermittels seiner Saugscheibe mit Vorliebe an andere Fische, Schildkröten, Walfische und fahrende Schiffe ansaugt, und mit diesen weite Reisen unternimmt, vermutlich um sein Jagdrevier zu erweitern (s. Fig. 6). Da der Fisch den größten Teil seines Lebens als „Transportschmarotzer“ verbringt, hat seine Färbung in Anpassung an diese Lebensweise eine Veränderung in der Weise erfahren, daß die Rückenseite hell, die Unterseite dunkel gefärbt erscheint. Der Fisch wird wegen seiner Ansaugereigenschaft von Bewohnern der ostafrikanischen Küste zum Fang der Seeschildkröten verwendet, indem man ihn, an einer Leine befestigt, auf diese losläßt, worauf der Fisch sich ansaugt und die Schildkröte an der Leine gefangen ist. Ein weiteres berühmtes Beispiel von Synökie im engeren Sinne ist das Zusammenleben des kleinen Fisches *Fierasfer acus* Brunn. mit der Seegurke *Stichopus moebii* oder *Stichopus regalis*. Linton konnte den Vorgang, wie der Fisch in das Wirtstier schlüpft, näher beobachten. Da der Fisch scheinbar schlecht sieht, tastet er mit dem Kopfende den Körper der Seegurke bis zu deren Kloake ab, biegt hierauf sein Schwanzende ein und führt damit einen Stoß aus, wodurch der Schwanz etwa 5 mm weit zwischen die Kloakenmuskeln hineingepreßt wird. Dann wird allmählich der übrige Körper eingeschoben, wobei die Flossenstrahlen diese gleitende Bewegung unterstützen. Der ganze Prozeß dauert etwa eine halbe Minute. Außer bei Seegurken (Holothuri) sucht *Fierasfer* noch Schutz bei Seesternen und zwischen Kiemen von Muscheln. Seine Nahrung sucht er außerhalb seines Wirtstieres; sie besteht aus Krustern und anderen kleinen Meerestieren, die durch die Exkremente des Wirtstieres angelockt werden.

Außer diesen bestbekannten Fällen von Synökie der Fische gibt es deren noch mehrere, die erst in neuerer Zeit bekannt geworden sind. So halten sich zwischen den Mundarmen und Tentakeln von Quallen (*Chrysaora*) junge „Stöcker“ (*Carangiden*) auf, die durch die Nesselzellen der Meduse gegen alle Feinde geschützt sind. Sie begleiten die Qualle auf allen ihren Wanderungen und verlassen die Glocke, wenn keine Gefahr vorhanden ist, bei Annäherung eines Feindes ziehen sie sich aber schnell in ihr Versteck zurück. Ähnlich vergesellschaftet der pelagische Fisch *Nomeus Gronovii* die treibende Siphonophore *Physalia*, indem oft bis zu zehn Tieren Schutz unter ihren nesselnden Tentakeln suchen. Wahrscheinlich genießen sie dabei noch den Vorteil, daß ihnen kleinere Tiere, die durch das Gift der Meduse betäubt werden, zur Beute fallen.

Einen weiteren Fall von Synökie beschreibt *Plate*, den er vor kurzer Zeit auf den Bahamainseln beobachten konnte. Hier lebt die Riesenschnecke *Strombus gigas*, welche von den Einwohnern als Nationalgericht geschätzt wird. In der Mantelhöhle dieser Schnecke fand *Plate* ein kleines Fischchen von 3 bis 6 cm Länge, das er *Apogonichthys strombi* nennt. Dieses verläßt die Schnecke vermutlich nur bei Nacht, um seiner Nahrung, die aus Garneelen, Asseln und anderen Krustazeen besteht, nachzugehen. Hebt man die Schnecken aus dem Wasser hervor, so ziehen sie den Fuß ein, wobei nach *Plate's* Beobachtung die Fischchen aus der Mantelhöhle herausfallen. Wird zugleich mit der Schnecke ein solcher Fisch in ein Wassergefäß gesetzt, so wandert derselbe in die Schnecke ein. Gewöhnlich lebt in einer Schnecke nur ein Fisch, höchstens deren zwei. Die Schnecke hat vermutlich von ihrem Einwohner keinen Nutzen und gewährt dem Einmieter in selbstloser Art Schutz vor Gefahren.

Eine besondere Art von Synökie endlich wurde schon im Kapitel „Brutpflege“ erwähnt. Sie betrifft den Bitterling (*Rhodeus*), dessen Weibchen die Eier mit langer Legeröhre zwischen die Kiemenblätter der Teichmuscheln (*Anadonta*) legt, wo die junge Brut bis zur Dottersackaufzehrung verweilt. „Gewissermaßen als ein Akt der Vergeltung erscheint es, wenn dann auch umgekehrt die jungen, hakenbewaffneten Larven der Fluß- und Teichmuscheln (*Glochidiumstadium*) bald nach ihrem Ausschwärmen sich an die Haut der Süßwasserfische anheften und hier in einer pustelartigen Wucherung ihre Entwicklung zum fertigen, wenn auch sehr winzigen Muscheltier durchmachen“ (*Kraepelin*).

Neben der Synökie im engeren Sinne unterscheidet man bei Fischen noch eine *Parökie*, wobei sich die Fische in der Nähe des Wirtstieres aufhalten und bei ihm Schutz gegen Feinde finden. Am bekanntesten sind die Korallenfische (*Labriden*, *Skariden*, *Chaetodontiden*, *Pomacentriden* und andere), jene Gesellschaft kleiner farbenprächtiger Fischchen, die vollkommen an das Leben zwischen den buntfarbigen Pflanzentieren der



Korallenriffe angepaßt sind. Bei drohender Gefahr suchen dieselben in den Spalten der Riffe Schutz und fühlen sich zwischen den wohlgeschützten Korallenästen sicher und geborgen (s. Fig. 55). Da die Fische hier auch öfters Nahrungsbrocken finden, so kann ihr Zusammenleben mit den Korallen auch als Kommensalismus angesehen werden. Deutlich ist derselbe ausgeprägt zwischen Hai- und Lotsenfisch (*Naucrates ductor* Bl.). Letzterer umschwärmt gewöhnlich paarweise einen Hai, findet bei ihm Schutz und frißt wahrscheinlich die abfallenden Brocken der Haifischnahrung. „Fängt man den Hai, so folgen ihm seine Lotsen, bis man ihn emporwindet, und erst dann fliehen sie. Finden sie aber keinen anderen Hai, so halten sie



Fig. 55. Koralle *Astraea* sp. mit dem von ihr geschützten Fisch. (Nach Doflein.)

sich an das Schiff selbst und folgen diesem oft mehrere Tage lang, bis sie wieder ihr Glück gemacht haben“ (Brehm). In ähnlicher Weise bewohnen kleine Welsformen (*Stegophilus*, *Vandellia*) die Mundöffnung einer Seeanemone (*Platystoma*) und bestimmter aalartiger Fische (*Ophichthys*, *Apterichthys*), die Kiemenhöhle des Seeteufels (*Lophius*), um sich von deren Beute mitzuernähren.

Ist nun die Tiergenossenschaft eine solche, daß sie zum Vorteile beider Genossen gereicht, wobei aber beide Individuen vollkommen aufeinander angewiesen sind, so spricht man von *Symbiose*. In vielen Fällen ist es sehr schwer, sie vom *Mutualismus* zu scheiden, der bekanntlich das Gesetzmäßige der symbiontischen Verbindung ausschaltet, d. h. es können beide Tiere auch unabhängig voneinander vorkommen. Als Beispiel einer Symbiose kann das Verhältnis zwischen dem kleinen indischen

Fisch *Amphiprion percula* und der großen gelben Aktinie *Discosoma* gelten. Der Fisch lebt zwischen den mit Nesselkapseln bedeckten Tentakeln dieser Riffaktinie und flüchtet bei Gefahr bis in den Magenraum derselben. Niemals fand *Weber* den Fisch ohne die Aktinie. Als Dank für diesen Schutz teilt der Fisch seine Nahrung mit seiner Freundin, indem er ihr größere Stücke in den Schlund schiebt und sich selbst nur feinere Faserstücke abbeißt. *Sluiter* meint, daß der Fisch durch seine Bewegungen das Wasser oberhalb der Aktinie erneuere oder durch seine auffallende Färbung ihr Beute zuführe; vielleicht reinigt er sie auch von Speiseabfällen.

Der Kommensalismus kann leicht zum *Parasitismus* führen, sofern Vergesellschaftung mit deutlicher Schädigung des einen Gesellschafters auftritt. Man kennt einen Ekto- und Entoparasitismus, je nachdem der Parasit auf oder in einem bestimmten Organismus lebt, aus seiner Körpersubstanz sich ernährt und zugleich mit dem Tode seines Wirtes zugrunde geht. Auch pflegt man zwischen einem zeitweiligen und einem dauernden Parasitismus zu unterscheiden. Unter den Fischen ist es besonders die Gruppe der Rundmäuler (*Cyclostomen*), welche hierher gehört und in der Familie der Neunaugen Ektoparasiten, in derjenigen der Myxinoiden oder Schleimfische sogar Entoparasiten beisteht. Die Neunaugen saugen sich an Fischen, Fröschen und Würmern fest und „raspeln“ mit ihren Hornzähnen ganze Löcher in das Wirtstier ein. Dabei werden sie von ihren Opfern mitgeschleppt. So hat man, wie *Günther* berichtet, im Mittellaufe des Rheines Lachse gefangen, an denen Meereslampreten angesaugt waren. Die europäischen Neunaugen sollen weniger blutdürstig sein als die amerikanischen, deren Darm oft mit Fischblut gefüllt erscheint.

Das Ansaugen geht, wie *Schreitmüller* beim Bachneunauge im Aquarium beobachten konnte, sehr schnell vor sich. Der Fisch wehrt sich nach Leibeskräften, fährt im Behälter wie toll umher und sucht an Steinen seinen Peiniger abzustreifen. Das gelingt ihm indes nicht; das Neunauge läßt erst dann von seinem Opfer ab, bis es durchsägt ist. Letzteres geht dann einem sicheren Tode entgegen. Als Innen- oder Entoparasiten sind die Ingerarten (Myxinoiden) bekannt, welche sich vorzugsweise in das Innere von Gadiden (Schellfisch, Dorsch u. a.) einbohren, um bei lebendem Leibe alle Weichteile des Fisches bis auf die Haut reibend zu verzehren.

Neuerdings wird auch die kleine Siluridengattung Südamerikas *Vandellia* von verschiedenen Autoren als parasitisch bezeichnet, indem dieselbe auf der Haut und den Kiemen größerer Fische Wunden schlägt. Auch wird behauptet, daß diese Fischchen gelegentlich sogar in die Harnröhre badender Menschen eindringen und schwere Störungen hervorrufen sollen. Bisher sind drei Spezies bekannt geworden: *Vandellia cirrhosa* Cuv. u. Val., *Vandellia Plazai* C. und *Vandellia Wieneri*.

Die Zahl der Fische als Parasiten ist gering; groß dagegen das Heer



jener Schmarotzer, welche sich auf den Fischkörper selbst werfen, wobei dieser die Rolle des Wirtes übernimmt. Damit komme ich zum Kapitel über

#### 4. Parasiten, Krankheiten und Feinde der Fische.

Dasselbe sei an dieser Stelle nur auszugsweise behandelt, zumal über diesen Gegenstand reichhaltige Spezialliteratur — ich erinnere unter anderem nur an H o f e r s vortreffliches Handbuch der Fischkrankheiten — existiert.

Die Parasiten der Fische zerfallen in tierische und pflanzliche. Unter den Tieren gibt es drei Typen, die als Parasiten auf den Fischen leben, nämlich Protozoen, niedere Krustazeen und Würmer. Vertreter aller drei Gruppen werfen sich schmarotzend auf den Fischkörper, indem sie sich entweder nur auf der Oberfläche desselben, auf Haut und Kiemen aufhalten, oder in das Innere des Körpers eindringen. Danach unterscheidet man Ekto- und Entoparasiten. Letztere siedeln sich in offenen, mehr oder weniger leicht zugänglichen Teilen, den Kiemen und dem Darmkanal an, sie können aber auch in eingekapseltem Zustande in vollständig geschlossenen Organen, den Muskeln, Augen und der Schwimmblase liegen.

Die Übertragung des Parasiten geschieht meist auf dem Wege der aktiven Wanderung, indem derselbe als Ei, Larve oder ausgebildetes Tier am oder im Wirtstiere festen Fuß faßt. Bei vielen Entoparasiten tritt an Stelle der aktiven die passive Wanderung, indem der Wirt, welcher den Schmarotzer in sich birgt, von einem anderen Tier gefressen wird. Grad und Dauer des Schmarotzertums sind bei den einzelnen Fischparasiten verschieden. Manche schmarotzen, wie Z s c h o k k e sagt, während des ganzen Lebens, bei anderen sind freie Stadien in mehr oder weniger reichem Maße in die Lebensgeschichte eingestreut. Über die Art der Anpassung an das Schmarotzertum meint Z s c h o k k e ganz richtig: „Vom nur gelegentlich parasitierenden Blutegel, von der jungen Muschel, die sich nur kurze Zeit vom Fisch herumtragen läßt, bis zum Bandwurm im Darmkanal des Hechtes oder des Lachses und dem Spulwurm aus dem Barsch, typischen entoparasitischen Gestalten, stoßen wir auf mancherlei Zwischenstufen.“

Ohne hier auf die einzelnen Gruppen näher einzugehen, seien die Hauptvertreter nur kurz gestreift. Von Urtieren müssen genannt werden der Flagellat *Costia necatrix* Henn., die Infusorien *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, *Chilodon cyprini* M., *Cyclochaeta Domerguei* W. und von Myxosporidien *Myxobolus exiguus* Thél., *Nosema anomalum* Moniez., *Myxobolus Pfeifferi* Thél. u. a. Die Krustazeen stellen nur Ektoparasiten, welche meist zu den Familien der Lernaeiden (*Laernaeocera cyprinacea* L. auf Karauschen, *Lernaea branchialis* L. auf Dorsch und Flunder), Lernaeopodiden (*Achtheres percarum* N. auf Barsch), Ergasiliden (*Ergasilus Sieboldii* v. Nordm. auf Karpfen, Hecht usw.) und Arguliden gehören. Der be-

kannteste Vertreter der letzteren ist *Argulus foliaceus* L., die gemeine Karpfenlaus.

Die meisten Parasiten, sowohl Ekto- wie Entoparasiten, liefern die Würmer; sie gehören den Ordnungen der Saugwürmer (Trematoden), Bandwürmer (Cestoden), Egel (Hirudineen) und Kratzer (Akanthocephalen) an. Die Zahl der aus diesen Abteilungen bekannten Schmarotzer beträgt einige hundert Arten. Im allgemeinen ist ihr Vorhandensein für den Fisch nicht von großem Nachteil, solange sie in einzelnen Exemplaren den Fischkörper befallen. Anders dagegen verhält sich die Schädlichkeit der genannten Parasiten, wenn ihnen die Gelegenheit gegeben wird, sich massenhaft zu entwickeln. Sie können in diesem Falle sowohl in freier Natur als auch in künstlichen Zuchten große Fischbestände zugrunde richten.

Neben tierischen Parasiten unterscheidet man noch pflanzliche. Sehen wir zunächst von den Bakterien als den gefährlichsten Krankheitserregern ab, so kommen als Pflanzenparasiten die Pilze in Betracht. Vornehmlich sind es die zu diesen gehörigen *Saprolegniaceen*, welche als Außenparasiten eine große Rolle spielen und dem Fischzüchter unter dem Namen Byssus bekannt sind. Sie können sowohl auf Fischeiern, als auch auf der Brut und an erwachsenen Fischen derart häufig grassieren, daß man sie lange Zeit für primäre Krankheitserreger gehalten hat. Das ist indes nicht der Fall, vielmehr treten die Pilze an Fischen nur dann auf, wenn dieselben durch irgend eine andere Ursache entweder erkrankt oder zum mindesten geschwächt sind. So sind z. B. erkältete oder an Darmentzündung erkrankte Fische auf der Haut stets verpilzt. Ein gesunder Fisch ist dagegen, wie Hofer ausführt, imstande, selbst wenn man ihm künstlich Wunden beibringt und in diese Pilzfäden oder Sporen einimpft, sich gegen diese Parasiten erfolgreich zu wehren. Daher die Erscheinung, daß Verpilzungen an gesunden Wildfischen nicht zur Beobachtung gelangen, und wenn dies doch der Fall ist, die betreffenden Fische sicherlich primär an anderen Ursachen erkrankt sind.

Treten die pflanzlichen Parasiten meist nur als Außenschmarotzer auf, so sind gerade in neuester Zeit zwei Fischerkrankungen bekannt geworden, deren Ursache bzw. Erreger (wahrscheinlich) in entoparasitischen Pilzen zu suchen sind. Die eine Krankheit ist die sogenannte Taumelkrankheit der Salmoniden, welche durch einen zu den Phykomyceten gestellten Pilz, *Ichthyophonus Hoferi* Pl. u. M., hervorgerufen wird, während vermutlich ein anderer Phykomycete, *Branchiomyces sanguinis* Plehn, eine gefährliche Blut- bzw. Kiemenkrankheit bei Karpfen zur Folge hat. Endlich ist kürzlich durch Link ein Fall von Algenparasitismus bei Karpfen bekannt geworden. Es sind kleine, braungrün gefärbte Algen, die der Gruppe der *Protococcaceen* angehören und zwischen den Hautchromatophoren wuchern. Die infizierten Fische sehen wie mit feiner Grütze übersät aus. Der durch



diese Algen dem Wirt zugefügte Schaden besteht in Trübungen des Gewebes in der Umgebung des Parasiten, die auf Entzündungen der Bindegewebszellen zurückzuführen sind.

Die gefährlichsten und gefürchtetsten Krankheitserreger bei Fischen sind, wie schon oben kurz erwähnt, die ebenfalls dem Pflanzenreich angehörigen Bakterien. Trotzdem erst eine verhältnismäßig geringe Zahl derselben bekannt ist, so ist es sicher, daß die meisten, namentlich in Fischzuchtanstalten vorkommenden Krankheiten auf bakterielle Erreger zurückgeführt werden müssen. Sie sind zumeist eine Folge der künstlichen Fütterung, zumal wenn bei Anwendung einer solchen Futterreste in Verwesung übergehen und den pathogenen Bakterien einen außerordentlich günstigen Nährboden darstellen, welche, in den Fischkörper gelangt, große Epidemien hervorrufen können. Bisher bekannte, mit Sicherheit konstatierte und auf Bakterien als Erreger zurückgeführte Krankheiten sind: die Furunkulose der Forellen, die Schuppensträubung der Weißfische, die Rotseuche der Karpfen, die Lachspest, die Gelbseuche der Rotaugen, die Fleckenkrankheit des Bachsaiblings u. a. Es ist hier nicht der Platz, auf die einzelnen Erkrankungen, die äußerst komplizierte Bilder aufweisen, näher einzugehen. Wenn Fische von pathogenen Bakterien befallen werden, reagieren sie zuweilen in der Weise, daß sich Geschwüre auf der Haut, in der Muskulatur oder im Darm ausbilden, daß sich Schuppen aufrichten und ausgedehnte Veränderungen auf der Haut entstehen. Zuweilen bleiben aber pathologisch-anatomische Veränderungen vollständig aus; die erkrankten Tiere erscheinen dann bis zum Tode nur auffallend schwach und zeigen vor der Agonie eine erhöhte Atemfrequenz, welche mit einer fieberhaften Temperatursteigerung zusammenhängt (s. S. 60).

Außer den genannten Krankheiten, welche insgesamt auf parasitäre Erreger aus dem Pflanzen- oder Tierreich zurückzuführen sind, unterscheidet man bei Fischen noch die sogenannten konstitutionellen Erkrankungen, über die aber, abgesehen von gewissen bei der Mästung, Bastardierung und Inzucht auf dem Wege der Vererbung entstandenen Mißbildungen und Defekten, wenig bekannt ist. Anders verhält es sich dagegen mit jenen Krankheiten, die durch Veränderung der natürlichen Existenzbedingungen der Fische hervorgerufen werden, wie z. B. plötzliche Temperaturerniedrigungen (Erkältung), Verminderung des Sauerstoffgehalts (Erstickung), chemische oder mechanische Veränderung des Wassers. Werden z. B. Gewässer verunreinigt, so führt dieser Umstand entweder zu raschem Tode der Fische (akute Vergiftung) oder zu einer chronischen Erkrankung, wobei Haut und Kiemen überaus stark angegriffen werden. Oft tritt Erblindung ein und die Fische müssen, wenn sie nicht schon früher den Verletzungen erlegen sind, die Säuren, Alkalien und Metallsalze zur Folge haben, verhungern, da sie ihre Nahrung nicht mehr sehen und ergreifen können.

Außer Krankheiten und Parasiten richtet auch eine Schar von Fischfeinden aus der niederen und höheren Tierwelt unter den Fischen zuweilen großen Schaden an und trägt so im „Kampf ums Dasein“ stark zur Dezimierung bei. Zu nennen sind von niederen Tieren alle schädlichen Insekten, wie Wasserwanzen (*Ranatra*, *Notonecta*, *Naucoris*), Wasserkäfer (*Dytiscus*, *Hydrophilus*), Libellenlarven (*Libellula*, *Aeschna*) u. a., von höheren Tieren die Frösche samt ihren Larven (Kaulquappen), Ringelnattern (*Tropidonotus*), Eisvögel (*Alcedo*), Wasseramseln (*Cinclus*), Enten (*Anatiden*), Taucher (*Podicipediden*), Reiher (*Ardeiden*), Möwen (*Lariden*), Fischadler (*Pandion*), Kormoran (*Phalacrocorax*), unter den Säugetieren Wasserspitzmäuse (*Neomys*), Ratten (*Mus*), Fischotter (*Lutra*) u. a.

Als schlimmster Feind der Fische muß indes der Mensch angesehen werden. Ich nenne hier als hauptsächlichste Schädigungen durch denselben den Diebstahl, die Raubfischerei, die Wasserbauten und die Verunreinigung der Gewässer. Besonders die beiden letztgenannten Faktoren tragen außerordentlich zur Verödung der Gewässer bei. Die Flußkorrekturen schließen die fruchtbarsten und für die Erhaltung und Vermehrung des Fischbestandes wertvollsten Teile von der Kommunikation mit dem Flußbett ab, hohe Wehre und Schleusenwerke versperren die ganze Breite des Flußbettes und verhindern die Fische am Aufstieg. Mit dem Emporblühen der Industrie und der Städte werden ferner die öffentlichen Gewässer auf das härteste mitgenommen und bedrohen den noch vorhandenen Fischbestand mit vollständiger Vernichtung. Die Klagen über die zunehmende Verödung der Gewässer werden immer lauter, so daß man einer Abhilfe nach verschiedenen Richtungen durch Schutzmaßregeln, Vermehrung und Zucht der Fische Rechnung tragen mußte. Gesetzgebung und Verwaltung hatten schon seit dem Mittelalter in verschiedener Weise eingegriffen, indem sie namentlich Schonzeiten für die einzelnen Fischarten festsetzten, zugleich die Größe angaben, unter welcher die gefangenen Fische nicht feilgeboten werden durften oder auch gewisse, besonders schädliche Fangweisen verboten und zahlreiche andere Verordnungen zum Schutze der Fischerei erließen. Auch die heutige Gesetzgebung greift in diesem Sinne ein und sucht durch besondere Verordnungen der gänzlichen Ausrottung der Gewässer entgegenzusteuern. Welcher Art aber auch diese zum Schutze der Fischerei erlassenen Vorschriften seien, sie wären, wie H o f e r sagt, alle miteinander nicht annähernd imstande gewesen, den fortschreitenden Rückgang der Fischerei aufzuhalten gegenüber den übermächtigen Faktoren, welche die moderne Kultur mit ihrer zunehmenden Industrie und der immer stärkeren Beanspruchung der Wasserläufe im Gefolge hat, wenn nicht durch die Fischzucht entsprechendes Gegengewicht geschaffen und eine künstliche Vermehrung der Fische erreicht worden wäre. Das führt zur Betrachtung des letzten Kapitels dieser Abhandlung, welche wir betiteln können:



## 5. Der Fisch als Zuchtobjekt des Menschen.

Wie beim Kapitel „Fischkrankheiten“ usw. liegt es keineswegs im Rahmen dieser Zeilen, eine genauere Darstellung der gesamten Fischzucht zu geben, es muß, wie auch dort, auf die reichhaltige Spezialliteratur hingewiesen werden, und kann hier nur auszugsweise das Wichtigste hervorgehoben werden.

Den Anstoß zur modernen Fischzucht gab die Erfindung oder vielmehr die Wiederaufnahme der künstlichen Befruchtung der Fischeier. Die eigentliche Entdeckung der künstlichen Befruchtung ist das Verdienst von Stephan Ludwig J a k o b i (1709—1784); seine ersten Versuche begannen schon im Jahre 1725, aber erst 1763 gelangten gedruckte Nachrichten über seine Entdeckung in die Öffentlichkeit. Ungeachtet des großen Aufsehens, welches die Sache damals erregte, geriet J a k o b i s Entdeckung, zumal zu jener Zeit noch kein Bedürfnis vorlag, die reichbevölkerten Gewässer durch künstliche Befruchtung von Fischen in ihrem Bestande zu heben, vollständig in Vergessenheit; sie wurde zu Beginn der vierziger Jahre des neunzehnten Jahrhunderts von den beiden Fischern R é m y und G é h i n wieder neu „entdeckt“ und durch den Embryologen C o s t e populär gemacht. Die künstliche Befruchtung besteht darin, daß man erst dem Weibchen die Eier und dann dem Männchen den Samen abstreicht, beide Produkte „trocken“ zur Vermischung bringt und erst dann unter Wasserzusatz die Befruchtung vor sich gehen läßt. Ursprünglich wandte man die sogenannte „nasse Methode“ an, doch gab man sie wegen der kurzen Lebensfähigkeit der Spermatozoen (s. S. 71) wieder auf und wendet heute fast allgemein die „trockene“ Methode an.

Bei Süßwasserfischen wird die künstliche Befruchtung nur bei Edelfischen (Salmoniden) und dem Hecht (*Esox lucius* L.) ausgeübt. Die befruchteten Eier werden in besonderen Apparaten, die in neuerer Zeit immer mehr natürlichen Verhältnissen angepaßt werden (Kiesbrutapparate, Kiesbetten), zur Entwicklung gebracht. Dabei müssen verschiedene Faktoren, wie die Beschaffenheit des Wassers, seine Temperatur, der Gehalt des Wassers an Sauerstoff, seine stärkere oder geringere Bewegung usw. mitberücksichtigt werden. Bei fachmännischer Anwendung aller von der Natur und der Erfahrung gebotenen Kautelen ist man imstande, bis zu 96 % und noch mehr der zur Ausbrütung aufgelegten Eier bis zum Ausschlüpfen wohlausgebildeter und gesunder Jungbrut zu bringen. Während man nun in früherer Zeit die Arbeit des Züchters mit diesem Stadium für beendet ansah und die Brut dem Wildgewässer übergab, steht man in neuerer Zeit auf dem Standpunkt, die jungen Fischchen durch reiche Ernährung zu stärken und sie womöglich erst nach einem Jahre als „Setzling“ dem freien Wasser anzuvertrauen. Das geht nun in vielen Fällen sehr

schwer oder gar nicht; denn nicht überall ist es möglich, gesundes gutes Futter in reichlichem Maße aufzutreiben. Dazu kommt die Gefahr der Krankheiten, deren Auftreten mit jeder Zucht verbunden ist. In der Tat stellt die Aufzucht zu Jährlingen die Fischzüchter vor eine schwere Aufgabe, vor Probleme, die „nicht nur in der Fischzucht, sondern in der gesamten Tierzucht sowie auch bei der Ernährung der menschlichen Säuglinge bisher wissenschaftlich nicht genügend erforscht und praktisch ungelöst sind“ (H o f e r). Die großen Schwierigkeiten, welche die Zuchtanstalten gegenwärtig mit der Fütterung ihrer Jung- und Marktfische zu überwinden haben, werden erst behoben sein, wenn es gelungen sein wird, das Naturfutter in beliebigem Maße zu jeder Jahreszeit zu produzieren, was leider bis heute trotz vielfach angestellter Versuche nicht möglich ist.

Ohne auf weitere Phasen in der Forellenaufzucht näher einzugehen, sei nur kurz bemerkt, daß die Jährlinge, sofern sie nicht dem Wildwasser übergeben werden, in besonderen Abwachs- oder Mastteichen aufgezogen werden, bis sie das erforderliche Marktgewicht („Portionsfisch“) erreicht haben. In ähnlicher, weit einfacherer Weise findet die Aufzucht der Karpfen statt. Eine solche war schon zu Zeiten Karls des Großen bekannt und wurde hauptsächlich von mittelalterlichen Klöstern stark betrieben. Der Ausbruch des Dreißigjährigen Krieges vernichtete sie wieder vollständig und es dauerte geraume Zeit, bis sie wieder zur Geltung kam. Jene Blüte, die sie heute besonders in den beiden Ländern Österreich-Ungarn und Deutschland einnimmt, erlangte sie erst in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts, als mit dem mittelalterlichen „Fehmelbetrieb“, d. i. dem Zusammenhalten von Fischen aller Altersklassen in einem Teiche, gebrochen wurde. Dazu kam, daß durch genaueres Studium der Nahrung und des Stoffwechsels der Fische (S u s t a, K n a u t h e, Z u n t z, C r o h n h e i m) die Ernährungsphysiologie des Karpfens auf stabileren Boden gestellt wurde. Die moderne Karpfenzucht mit ihrem Jahresklassensystem und der auf der natürlichen Produktivität der Teiche basierenden richtigen Besetzung derselben mit nach Jahrgängen getrennten Fischen hat zur Folge gehabt, daß statt des alten, langsam wachsenden, „verbütteten“ Bauernkarpfens schnellwüchsige neue Rassen entstanden (s. S. 134), die bereits im dritten oder vierten Jahre das gewünschte Marktgewicht erreichen. Man läßt den Karpfen in kleinen Teichen nach dem sogenannten Dubischsystem ablaichen. Von hier gelangt die Brut in die Vorstreckteiche und dann während desselben Sommers noch in die Brutstreckteiche; im nächsten Frühjahr werden die einsömmerigen Fischchen in die Streckteiche und im dritten Lebensjahre in die Abwachsteiche überführt, aus welchen sie als Speiseware auf den Markt gelangen. Um nun von einer gegebenen Fläche möglichst viel Rente zu ziehen, d. h. auf derselben möglichst viel Karpfenfleisch zu erzielen, hat dazu geführt, von der extensiven zur intensiven Bewirt-



schaftung überzugehen. Letztere besteht in der künstlichen Fütterung der Fische bei gleichzeitig starkem Besatze. Als künstliche Futtermittel werden solche animalischer Provenienz, wie Fleisch-, Fisch- und Blutmehle verwendet; außerdem solche pflanzlicher Natur, wie Lupine, Mais, Korn, Melasse, Reismehl u. a. Bedingung für den guten Erfolg einer erfolgreichen Fütterung ist, daß der Teich nahrungsreich ist, daß sein Schilfbestand ein geringer ist, somit eine gute Durchwärmung des Wassers erfolgt. Bei der großen Abhängigkeit der Fische von der Temperatur (s. S. 144) wird die Karpfenfütterung nach bestimmten, aus der Praxis hervorgegangenen Regeln ausgeübt, um einen vorher berechneten Futtereffekt zu erzielen.

Die intensive Bewirtschaftung der Karpfenteiche besteht ferner darin, daß neben dem Karpfen auch sogenannte Nebenfische mitgezüchtet werden, welche das von den ersteren nicht verwertete Futter ausnutzen. Als Nebenfische kommen nur wenige in Betracht, in erster Linie die Schleie (*Tinca vulgaris* Cuv.), der Hecht (*Esox lucius* L.) und der Zander (*Lucioperca sandra* Cuv.). Andere Fische, wie z. B. die Regenbogenforelle (*Trutta irridea* W. Gibb.), die große Maräne (*Coregonus maraena* Bl.) werden nur gelegentlich und unter besonders günstigen Verhältnissen, wie z. B. in Böhmen (Frauenberg, Wittingau) mitgezüchtet.

Ähnlich wie in der Süßwasserfischerei ist man auch bei der marinen daran gegangen, an Stelle der planlosen Raubfischerei bestimmte Normen für Fang, Ausbeute usw. zu geben. Das Meer, so reich es ist, ist nicht unerschöpflich; sein Fischbestand läßt vielfach nach und häufig ertönen Klagen über den bedrohlichen Rückgang der marinen Fischerei. Das hat dazu geführt, daß zwecks Erforschung des Meeres eigene Vereine und Institute ins Leben gerufen wurden, welche sich die fischereilichen Fragen besonders angedeihen lassen.

Als solche sind zu nennen die „Königlich Preußische Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere im Interesse der Fischerei“ mit dem Sitze in Kiel, ferner die „Biologische Anstalt“ auf Helgoland, schließlich das „Institut für Meereskunde in Berlin“. Österreich veranstaltet gegenwärtig gemeinschaftlich mit Italien Forschungsfahrten im Mittelmeere, welche neben der Erforschung rein wissenschaftlicher Probleme tunlichst in den Dienst der praktischen Fischerei gestellt werden. Von sonstigen Instituten wäre das vom Fürsten zu Monaco erbaute, mit allen Mitteln zur Tiefseeforschung ausgerüstete „Ozeanographische Museum zu Monako“ zu nennen. Daß auch die in einem früheren Kapitel erwähnten Tiefseeforschungen (s. S. 96) manches zur Biologie der Nutzfische — ich erinnere nur an die epochemachenden Forschungsergebnisse Schmidt's über den Aal — beigetragen haben, sei hier ebenfalls noch außerdem erwähnt. Da sich die Klagen über den Rückgang der Fischerei hauptsächlich auf die Nordsee beziehen und diese Gemeingut verschiedener Nationen ist,

haben dieselben, nämlich Deutschland, Holland, England, Norwegen und Dänemark, vor einigen Jahren eine internationale Kommission mit dem Sitz in Christiania ernannt, deren Aufgabe die Erforschung der Nordsee sein soll. Um den Bestand der Nordsee an Nutzfischen kennen zu lernen, hat H e n s e n den Versuch gemacht, die Quantität der jährlich abgelaichten planktonischen Eier festzustellen. Aus der so gewonnenen Kenntnis von der Verteilung der Eier im Wasser kann man praktisch wichtige Aufschlüsse über Lage und Ausdehnung der Laichplätze, über die besonders bevorzugten Aufenthaltsorte der laichenden Fische, über die Wanderung der heranwachsenden Fischbrut u. dgl. erlangen. Stellt man ferner quantitativ fest, wieviel ganz junge, eben abgelegte Eier während der ganzen Laichperiode in einem bestimmten Gebiete vorhanden sind, so kann man auch berechnen, wieviel laichreife Fische im Minimum auf dem betreffenden Laichplatz vorhanden sind (S t e u e r).


Große Aufmerksamkeit wurde und wird dem Problem der Fischwanderungen geschenkt (s. S. 125—130). Wir wissen heute, daß viele unserer wichtigsten Nutzfische des Meeres keine ausgedehnten Wanderungen unternehmen; wir haben auf Grund der Planktonfänge, Trawlzüge und Markierungsversuche zwischen Larvenwanderungen, Wanderungen der jüngeren und solchen der geschlechtsreifen Fische unterscheiden und alle diese Wanderungen als aktive, nicht passive kennen gelernt. Dabei führt jede einzelne Fischart ihre eigenen Bewegungen aus und muß demgemäß für sich studiert werden (F r a n z).

Durch umfangreiche statistische Untersuchungen sind wir ferner in der Lage, bei einzelnen Speisefischen der Nordmeere bestimmte Lokalrassen zu unterscheiden (s. S. 126), die zu der Annahme berechtigen, daß das Wohngebiet der einzelnen Herden ein räumlich beschränktes ist und infolgedessen die Hebung des Fischbestandes an irgendeinem Küstenpunkte durch künstliche Fischzucht dem Züchter auch wirklich Nutzen bringt. Kapitän C h e s t e r soll der erste gewesen sein, der die künstliche Befruchtung bei solchen marinen Fischen vornahm, deren Eier pelagisch leben; er bediente sich dabei Methoden, die schon lange vorher an Süßwasserfischen erprobt worden waren. Nachdem schon O. S a r s im Jahre 1866 auf die Möglichkeit der künstlichen Befruchtung und Ausbeutung von Seefischeiern (Schellfische) aufmerksam gemacht hatte, entschlossen sich die Amerikaner, und zwar in Gloucester (M a ß 1878) und Woods Holl (M a c D o n a l d 1880), zu ersten Versuchen. Schon im folgenden Jahre waren die Fischer erstaunt von der Menge einjähriger Dorsche, die sich an der Küste zeigten.

Am meisten bekannt sind die Versuche, die der norwegische Kapitän M. D a n n e w i g in seiner Fischzuchtanstalt in Flødewig bei Bergen in Norwegen angestellt hat. Diese Anstalt ist gegenwärtig das erste Institut dieser Art in Europa; an demselben wurden, wie S t e u e r berichtet, im



ersten Jahre 34 500 000 Jungfische gezüchtet. Nach dem Muster der norwegischen Fischzuchtanstalt wurde später in etwas größerem Umfange an der Küste Schottlands ein solches Institut und schließlich eines in Frankreich in St. Vaast-la Hougue erbaut. Über die tatsächlichen Erfolge dieser Unternehmungen gehen allerdings die Meinungen auseinander. Jedenfalls hat Kapitän D a n n e w i g das Recht für sich in Anspruch zu nehmen, die Technik der künstlichen Aufzucht von Brut von Meerfischen in der Praxis sehr verbreitet und in einer einfachen, zweckdienlichen Weise durchgeführt zu haben (C o r i). Im Mittelmeere wird, wie C o r i berichtet, in den Lagunen des Triester Golfes schon seit altersher eine Art künstlicher Fischzucht betrieben, indem man die zahlreichen, im Freien herangewachsenen Jungfische in die Lagunenteiche eintreten läßt, worin sie dann rasch zu marktfähigen Fischen dank der reichlichen Nahrung und anderer günstiger Verhältnisse heranwachsen. Diese Methode, rationell und in großem Maßstabe betrieben, hat sicherlich eine große Zukunft und das genannte Lagunengebiet könnte einmal zu einer ungemein ergiebigen Fischkammer werden.



# Literatur.

## A.

Abel, O., Die Anpassungsformen der Wirbeltiere an das Wasserleben. Schriften d. Ver. zur Verbr. naturwissenschaftl. Kenntnisse. Wien 1905, Jahrg. 48. — Ackermann, K., Tierbastarde. II. Teil. „Wirbeltiere“. Kassel 1898. — Ahlborn, F., Der Flug der Fische. Jahresber. d. Realgymn. d. Johanneums zu Hamburg 1895. — Antipa, Gr., Die Biologie des Donaudeltas und des Inundationsgebietes der unteren Donau. Jena 1911, Verlag Fischer. — Derselbe, Wanderungen der Störarten in den europäischen Gewässern. Stenogr. Protokoll d. internat. Fischereikongr. Wien 1905. — Derselbe, Fauna Ichtiologica a României. Bukarest 1909, Verlag C. Göbl. — Appellöf, A., Über einige Resultate der Kreuzungsbefruchtung bei Knochenfischen. Bergens Museum Aarsberetning for 1894—1895. — Arcangeli, A., La dentura del *Carassius auratus* L. Rev. mens. Pesca. Pavia Anno 12, 1910. — Arnold, J., Über die Fischnahrung in den Binnenseen. Verhandl. d. 5. internat. Zoologenkongr. Berlin 1901/1902.

## B.

Babak, E., Vergleichende Untersuchungen über die Darmatmung der Cobitiden. Biolog. Zentralbl. 1907, Bd. 27. — Derselbe, Über den Einfluß der Nahrung auf die Länge des Darmkanals. Biolog. Zentralbl. 1903. — Babak und Dedek, Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Süßwasserfischen. Archiv f. d. ges. Physiol. 1907, Bd. 119. — Bade, E., Das Süßwasseraquarium. Berlin 1910, Verlag Pfennigstorff. — Baglioni, S., Der Atmungsmechanismus der Fische. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1907, Bd. 7. — Derselbe, Zur Physiologie der Schwimmblase. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1908, Bd. 8. — Ballowitz, Das elektrische Organ des afrikanischen Zitterwelses. Jena 1899, Verlag Fischer. — Bauer, V., Über das Farbenunterscheidungsvermögen der Fische. Archiv f. d. ges. Physiol. 1910, Bd. 133. — Beaufort, L. Fr., Die Schwimmblase der Malacopterygier. Morphol. Jahrb. 1909, Bd. 39. — Beer, Th., Die Akkommodation des Fischeauges. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. Bd. 58. — Bellini, A., Expériences sur l'élevage de l'anquille en stabulation Comachio. Bull. de la Société centr. d'Agric. et la Pêche 1907, T. 19. — Biedermann, W., Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Winterstein, Handb. d. vergl. Physiol. 1911, Bd. 2. — Bolau, H., Die deutschen Versuche mit gezeichneten Schollen. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen Bd. 7, Abt. 1. Helgoland 1906. — Derselbe, Über die Paarung und Fortpflanzung der Scylliumarten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1882, Bd. 35. — Borne, Max, Kurze Anleitung der Fischzucht in Teichen. Berlin 1891. — Borgmann, H., Die Fischerei im Walde. Berlin 1892, Verlag Springer. — Brauer, A., Die Tiefseefische. Ergebnisse d. Valdivia-Expedition 1906 u. 1908, 2 Bde. — Derselbe, Über den Bau der Augen einiger Tiefseefische. Verhandl. d. zoolog. Gesellsch. 1902. — Brehms Tierleben, Abt. Fische. Leipzig 1892. — Brohl, E., Die sogenannten Hornfäden und die Flossenstrahlen der Fische. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. 1909, Bd. 45. — Broch, H., Sind die Heringsstämme erbliche Rassen? Zoolog. Anz. Bd. 33. — Brünig, C., Brutpflege bei Fischen. Nerthus Jahrg. 5, 1903. — Brünigs, W., Zur Physiologie des Kreislaufes der Fische. Archiv f. d. ges. Physiol. 1899, Bd. 75. — Burda, V., Über Karpfenzucht. Berlin 1898.

## C.

Calugareanu, D., Die Darmatmung von *Cobitis fossilis*. Archiv f. d. ges. Physiol. 1907, Bd. 118 u. 120. — Chun, K., Aus den Tiefen des Weltmeeres. Jena 1903,



Verlag G. Fischer. — Derselbe, Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen. Bibl. Zoologica 1887—1888, Heft 1. — Claus, C. u. Grobben, K., Lehrbuch der Zoologie. Marburg 1910, Verlag Elwert. — Clodi, E., Über Massenfänge von Renken im Traunsee. Österr. Fischerzeitung 1911. — Cori, C. J., Der Naturfreund am Strande der Adria. Leipzig 1910, Verlag Klinkhardt. — Cremer, M., Über den Reflexschlag von Torpedo. Verhandl. d. Gesellsch. d. Naturforscher u. Ärzte 1909. — Crohnheim, W., Beiträge zur Kenntnis der Nahrungsaufnahme der Karpfen. Zeitschr. f. Fischerei 1910, Bd. 15, Heft 2/3.

## D.

Dahlgren, U., The origin of the electricity tissues in Fishes. Amer. Natural., Vol. 44. — Dakin, W. J., The osmotic concentration of the blood of fishes taken from sea water of naturally varying concentration. Bio-Chemical Journ. 1907, Vol. III. — Darwin, Ch., Entstehung der Arten. 1859. Deutsch von Carus 1876. — Debschitz, H. v., Teichwirtschaft. Berlin, Verlag Parey. — Decker, F., Zur Physiologie des Fischdarmes. Festschr. f. Kölliker. Leipzig 1887. — Derjugin, K., Bau und Entwicklung des Schultergürtels und der Brustflossen bei den Teleostiern. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1910, Bd. 96. — Dießner, B., Die künstliche Zucht der Forelle. Neudamm, Verlag Neumann. — Doflein, F., Über den Geruchssinn bei Wassertieren. Biolog. Zentralbl. 1911, Bd. 31. — Derselbe, Ostasienfahrt. Leipzig 1906, Verlag Teubner. — Dollo, L., Les poissons voiliers. Zoolog. Jahrb., Abt. System 1909, Bd. 27. — Döderlein, L., Über die Erwerbung des Flugvermögens bei Wirbeltieren. Zoolog. Jahrb., Abt. System 1900, Bd. 14. — Dröschner, W., Die Nahrung unserer wichtigsten Wildfische. Fischerzeitung 1900. — Dumesnil, A., Les poissons sauteurs. La Nature, Ann. 34, 1906. — Duncker, G., Syngnathidenstudien. Mitteil. d. naturhist. Museums. Hamburg 1907. — Derselbe, Variation und Verwandtschaft von *Pleuronectes flesus* L. und *Pleuronectes platessa* L. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 1896, N. F. Bd. 1,

## E.

Ebert, C. und Müller, K., Untersuchungen über das Pankreas. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1892, Suppl.-Bd. 53. — Eckstein, K., Fischerei und Fischzucht. Leipzig 1902. — Eggeling, H., Dünndarmrelief und Ernährung bei Knochenfischen. Jen. Zeitschr. 1907, Bd. 43. — Ehrenbaum, E., Eier und Larven von Fischen. Nord. Plankton, 4. Lief. 1905 u. 10. Lief. 1910. — Derselbe, Eier und Larven der deutschen Bucht. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1897, N. F. Bd. 2, Heft 1. — Derselbe, Eier und Larven der deutschen Bucht. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1904, N. F. Bd. 6, Abt. Helgoland. — Derselbe, Wanderung der Schollen. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1909, N. F. Bd. 10, Abt. Helgoland. — Ehrenbaum und Schrodtmann, Eier und Jugendformen der Ostseefische. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1904, N. F. Bd. 6. — Ewald, W., Die Fortnahme des häutigen Labyrinths und ihre Folgen beim Flußaal. Archiv f. d. ges. Physiol. 1907, Bd. 116.

## F.

Fibich, H., Über die Temperatur bei Fischen. Zeitschr. f. Fischerei. Berlin 1905. — Forel, F. A., Allgemeine Biologie eines Süßwassersees. Zacharias, Die Tierwelt u. Pflanzenwelt des Süßwassers 1891, Bd. 1. — Franz, V., Die biologische Bedeutung des Silberglanzes in der Fischhaut. Biolog. Zentralbl. 1907, Bd. 27. — Derselbe, Über die Ernährungsweise einiger Nordseefische, besonders der Scholle. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1910, Bd. 9, N. F., Abt. Helgoland. — Derselbe, Die Eiproduktion der Scholle. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1909, N. F. Bd. 9, Abt. Helgoland. — Derselbe, Einige Versuche zur Biologie der Fischlarven. Intern. Revue d. Hydrob. u. Hydrogr. 1909, Bd. 2. — Derselbe, Neuere Ergebnisse über Fischwanderungen in der Nord- u. Ostsee. Intern. Revue d. Hydrob. u. Hydrogr. 1908, Bd. 1. — Derselbe, Phototaxis und Wanderung. Intern. Revue d. Hydrob. u. Hydrogr. 1910/11, Bd. 3. — Derselbe, Untersuchungen über das spezifische Gewicht der planktonischen Fischeier. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1910, Bd. 9, Abt. Helgoland. — Derselbe, Das Kleinhirn der Knochenfische. Zoolog. Jahrb. (Anatom.) 1911, Bd. 32. — Derselbe, Über Ortsgedächtnis bei Fischen und seine Bedeutung für die Wanderungen. Intern. Revue der Hydrob. u.

Hydrogr. 1911, Bd. 4. — Derselbe, Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges. Biolog. Zentralbl. 1907, Bd. 27. — Frisch, K. v., Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Archiv f. d. ges. Physiol. 1911, Bd. 138. — Derselbe, Über den Farbensinn der Fische. Verhandl. d. zoolog. Gesellsch. 1911.

### G.

Gemzöe, K. J., Über Alter und Wachstum des Aals. Referat von Brühl in Fischerzeitung, Jahrg. 1910. — Gerl, G. v., Fischereiwirtschaftslehre. Wien 1898, Verlag Hölzl. — Goette, A., Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges. Goettes Abhandl. z. Entwicklungsgeschichte d. Tiere 1890, Heft 5. — Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1911, Verlag Engelmann. — Gudder, E. W., The Breeding, habits and Segmentation of the eggs of the Pipe-Fish, Siphonostoma Floridae. Proceedings of the United States National Museum Vol. 29. Washington 1905. — Guénou, E., Les fonctions de la vessie natatoire des Poissons Téléostéens. Bull. Scient. France et Belgique 1909, T. 43. — Gurley, R., The Habits of Fishes. Amer. Journ. Psychol. 1902, Vol. 13. — Günther, A., Handbuch der Ichthyologie. Wien 1886. Übers. v. Hayek.

### H.

Haempel, O., Das Wachstum des Huchens. Intern. Revue d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. 1910. — Derselbe, Die Schlundknochenmuskulatur der Cyprinoiden und ihre Funktion. Zoolog. Jahrb. 1908, Bd. 27, Abt. Morphol. — Derselbe, Zur Frage des Hörvermögens der Fische. Intern. Revue d. Hydrob. 1911, Bd. 4. — Hamburger, R., Über die paarigen Extremitäten von Squalius, Trigla, Periphtalmus und Lophius. Diss. Bern 1904. — Hase, A., Über das Schuppenkleid der Teleostier. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. 1907, Bd. 42. — Heckel, J. u. Kner, R., Die Süßwasserfische der österreichischen Monarchie. Leipzig 1858, Verlag Engelmann. — Heffort, A. E., Die zahlenmäßige Verbreitung der Geschlechter der Scholle in der Nordsee. Conseil permanent pour l'exploration de la mer. Rapp. et procès-verbaux 1909. — Hein, W., Bellinis Sexualdimorphismus der mediterranen Steigaale. Allgem. Fischerzeitung 1910. — Heinicke, F., Naturgeschichte des Herings. Abhandl. d. deutsch. Seefisch.-Ver. 1898, Teil I, Bd. 2. — Heinicke, F. und Ehrenbaum, E., Bestimmung der schwimmenden Fischeier und die Methodik der Eimessungen. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 1900, Bd. 3. — Heintz, K., Der Angelsport im Süßwasser. München 1911, Verlag Oldenbourg. — Henninger, G., Die Labyrinthorgane bei Labyrinthfischen. Zoolog. Jahrb. (Anatomie) 1908, Bd. 25. — Hensen, V. und Apstein, C., Über die Eimenge der im Winter laichenden Fische. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1897, Bd. 2, Abt. Kiel. — Herrick, J. C., Organ and Sense of Taste in Fishes. Bull. Unit. States Fish. Com. 1902. — Hertwig, R., Lehrb. d. Zoologie. Jena, Verlag G. Fischer. — Herwerden, M. van, Zur Magenverdauung der Fische. Zeitschr. f. phys. Chem. 1908, Bd. 56. — Heß, K., Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen. Archiv f. Augenheilkunde 1909, Bd. 64, Ergänzungsheft. — Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben. 1910, Bd. 1, Verlag Teubner. — Hinderson, H., Über die Schwanzflossenmuskulatur der Teleostier. Anat. Anz. 1910, Bd. 36. — Hjort, J., Die Tiefseeeexpedition des „Michael Sars“ nach dem Nordatlantik im Sommer 1910. Intern. Revue d. Hydrob. u. Hydrogr. 1911, Bd. 4. — Hofer, B., Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. Bericht d. biolog. Vers.-St. München 1908, Bd. 1. — Derselbe, Handbuch der Fischkrankheiten. Stuttgart 1906, E. Schweizerbart'scher Verlag. — Derselbe (Vogt-Grote), Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1909, Verlag Engelmann. — Derselbe, Die Ergebnisse der neueren exakten Vererbungslehre in ihrer Bedeutung für die Fischzucht 1910, S. A. — Hoffbauer, C., Die Altersbestimmung des Karpfens an seiner Schuppe. Allgem. Fischerzeitung, 23. u. 25. Jahrg. — Hoffmeyer, C. W., Untersuchungen über normales und abnormales Fischblut. Allgem. Fischerzeitung 1907. — Huitfeldt-Kaas, H., Plankton under søgels i Norske Vande. Christiania National.

### J.

Immermann, F., Beiträge zur Altersbestimmung des Fisches. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1908, N. F. Bd. 8. — Jacobi, A., Über die neueren Arbeiten über die Fortpflanzung der Büschelkiemer (Lophobranchier). Sitzungsbericht d. Gesellschaft Isis in Dresden, Jahrg. 1906. — Jäger, A., Zur Physiologie der Schwimm-



blase der Fische. Archiv f. d. ges. Physiol. 1903, Bd. 94. — Jaeger, G., Die Farbe der Fische. Archiv f. Hydrob. u. Planktonkde 1908, Bd. 4. — Jaeger, Der Wandlungstrieb der Tiere, insbesondere der Fische. Jägers Monatsblatt. Stuttgart 1911. — Jenkins, J., Altersbestimmung durch Otolithen bei Clupeiden. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1902, N. F. Bd. 5. — Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena 1909, Verlag Fischer. — Jahresberichte und Berichte der Kommission zur wissenschaftl. Untersuchung der deutschen Meere. Berlin 1871—1889, Verlag Parey.

## K.

Kammerer, P., Bastardierung von Flußbarsch und Kaulbarsch. Archiv f. Entw. Mech. 1907. — Derselbe, Über Vererbungsversuche bei Fischen. Österr. Fischerzeitung 1910. — Derselbe, Fische im Süßwasseraquarium und ihre Gewöhnung an Salzwasser. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde 1909. — Kapelkin, S., Die biolog. Bedeutung des Silberglanzes der Fische. Biolog. Zentralbl. 1907, Bd. 2. — Klingelhöffer, W., Das Auge der Wirbeltiere. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde 1910/11. — Klunzinger, F., Über Zwergrassen bei Fischen und bei Felchen insbesondere. Jahresber. d. Ver. f. vaterl. Naturkunde f. Württemberg 1900, Jahrg. 56. — Knauer, K., Die Bauchmuskulatur der Fische. Arb. d. zool. Inst. Wien 1910. — Knauth, K., Beobachtungen über den Gasgehalt der Gewässer im Winter. Biolog. Zentralbl. 1899, Bd. 19. — Derselbe, Zur Biologie der Fische. Zool. Anz. 1891, Jahrg. 14. — Derselbe, Die Verdauungsorgane des Karpfens. Deutsche Fischerzeitung 1897. — Derselbe, Untersuchungen über die Verdauung der Fische. Zeitschr. f. Fischer. 1898. — Derselbe, Das Süßwasser. Neudamm 1907, Verlag Neumann. — Derselbe, Die Karpfenzucht. Neudamm, Verlag Neumann. — Knöpfner, Fr., Ein Beitrag zur Kenntnis der Lebensweise des Kletterfisches. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde 1909. — Kobert, C., Über Giftfische und Fischgifte. Stuttgart 1905, Verlag F. Enke. — Kolff, W., Untersuchungen über die Herztätigkeit bei Teleostiern. Archiv f. d. ges. Physiol. 1908, Bd. 122. — Köhler, W., Untersuchungen über das Schaumnest und den Schaumnestbau der Osphromeniden. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde 1908. — Körner, O., Können die Fische hören? Separ. aus Beiträge z. Ohrenheilkunde. Berlin 1905. — Kraepelin, K., Einführung in die Biologie. Leipzig 1909, Verlag Teubner. — Krause, R., Das Gehörorgan der Petromyzonten. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1906. — Kreidl, A., Über die Perzeption der Schallwellen bei den Fischen. Archiv f. d. ges. Physiol. 1895, Bd. 61. — Krisch, A., Die Fischerei im Adriatischen Meere. Wien 1900, Verlag K. Gerold. — Krüger, A., Untersuchungen über das Pankreas der Knochenfische. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1905, N. F. Bd. 8, Abt. Kiel. — Krukenberg, C. F. W., Versuche zur vergleichenden Physiologie der Verdauung mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Fischen. Unters. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg 1878, Bd. 1. — Derselbe, Zur Verdauung bei den Fischen. Unters. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg 1878—1882, Bd. 2. — Kyle, K., Contributions towards the natural history of the Plaice. 18th Annual Report of the Fishery-Board of Scotland 1900.

## L.

Lagally, M., Über Schutzfarben der Fische. Ber. nat. Ver. Regensburg 1903, Heft 9. — Lalo, L., La couleur des poissons et la sélection naturelle. Revue scient. Tom. 8, 1907. — Lampert, K., Das Leben der Binnengewässer. Leipzig 1910, Verlag Tauchnitz. — Lebedinzeff, Stenogr. Protokoll über d. Verhandl. d. internat. Fischereikongr. Wien 1905. — Leonhart, E., Die Bastarde der deutschen karpfenähnlichen Fische. Verlag Neumann 1904. — Leuckart, R., Über Bastardfische. Berlin 1882. — Link, L., Ein neuer Hautschmarotzer bei Fischen. Allgem. Fischerzeitung 1911, Nr. 6. — Linton, E., Note on the Habits of *Fierasfer affinis*. Amer. Naturalist 1907. — Lipschütz, A., Zur Frage über die Ernährung der Fische. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1911, Bd. 12. — Loeb, J., Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906. — Derselbe, Über Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelag. Tiere. Biolog. Zentralbl. 1908, Bd. 28. — Lombroso, U., Über den Ursprung der Atmungsbewegungen der Fische. Archiv f. d. ges. Physiol. 1908, Bd. 125. — Lübbert, W., Weitere Messungen an nordischen Glasaalen. Allgem. Fischerzeitung 1911.

## M.

Maier, H. N., Die Altersbestimmung nach den Otolithen bei Scholle und Kabeljau. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1906, N. F. Bd. 8. — Derselbe, Neue Beobachtungen über das Hörvermögen der Fische. Archiv f. Hydrob. 1904, Bd. 4. — Mangoldt, E., Über das Leuchten der Tiefseefische. Archiv f. d. ges. Physiol. 1907, Bd. 119. — Mastermann, A., Über einen möglichen Fall von Mimikry bei der gemeinen Seezunge. Journ. of the Linnean Soc. Zool. 1908, Vol. 30. — Mayer, P., Über den Spiraldarm der Selachier. Mitteil. a. d. zool. Stat. Neapel 1897, Bd. 12. — Mayerhofer, Fr., Farbenwechselversuche am Hechte. Archiv f. Entw. Mech. 1909, Bd. 28. — Marshall, W., Die Tiefsee und ihr Leben. Leipzig 1888, Hirt & Sohn. — Miescher, F., Statistische und biolog. Beiträge zur Kenntnis vom Leben des Rheinlachs im Süßwasser. Katalog d. internat. Fischer-ausstellung. Berlin 1880. — Möbius, K. und Heincke, Fr., Die Fische der Ostsee. Kiel 1883. — Müller, E., Ein Beitrag zur Frage der Zelluloseverdauung im Darmkanal. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. 1901, Bd. 83.

## N.

Neresheimer, E., Blutsverwandtschaft und Serumreaktion bei Salmoniden. Bericht d. biolog. Station München 1909, Bd. 2. — Neudörfer, A., Versuche über Anpassung von Süßwasserfischen an Salzwasser. Archiv f. Entw. Mech. 1907, Bd. 23. — Nitsche-Hein, W., Die Süßwasserfische Deutschlands. Deutscher Fischereiverein. Berlin 1910. — Nüßlin, O., Die Larven der Gattung Coregonus, ihre Beziehungen zur Biologie. Verhandl. d. zool. Gesellsch. 1908.

## O.

Ogneff, J., Über die Änderungen in den Organen der Goldfische nach dreijährigem Verbleiben in Finsternis. Anatom. Anz. 1911, Bd. 40, Heft 2 u. 3.

## P.

Parker, H., The sense of Taste in fishes. Science N. S. 1908, Vol. 27. — Pauschin, B., Die peripheren Nerven des Hechtes. Anatom. Anz. 1910, Bd. 35. — Petersen, C. G. Joh., Über die in den Jahren 1904 und 1905 an den Küsten der Ostsee beobachtete Brut von Plattfischen. Conseil perm. p. l'explor. d. la mer, Rapp. et procès-verbaux 1906, Vol. 5. — Petersen, H., Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Selachierdarms. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. 1908, Bd. 43/44. — Petersen, M., Zur Brutpflege der Lophobranchier. Zoolog. Jahrb. 1906, Bd. 24, Abt. System. — Philipp, E., Fortpflanzungsgeschichte der viviparen Teleostier Glarichthys j. und dec. Zoolog. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 27. — Plate, L., Apogonichthys strombi n. sp., ein symbiotisch lebender Fisch von den Bahamas. Zoolog. Anz. 1908, Bd. 33. — Plehn, M., Eine neue Karpfenkrankheit und ihr Erreger: Branchiomyces sanguinis. Zentralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde 1912, Bd. 62. — Derselbe, Die Fische des Meeres und der Binnengewässer. Eßlingen 1906, Verlag Schreiber. — Plehn, M. u. Mulsow, K., Der Erreger der „Taumelkrankheit“ der Salmoniden. Zentralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde 1911, Bd. 59. — Popoff, M., Färbung und Selektion. Biolog. Zentralbl. 1906, Bd. 26. — Popta, C. M. L., Etude sur la vessie aérienne des Poissons. Ann. Scient. N. Tome 12, 1910. — Potemba, A., Der Laichakt des Danio rerio. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde 1910. — Derselbe, Neuere Ansichten über die Brutpflege der Maulbrüter. Woch. f. Aquarien- u. Terrarienkunde 1909. — Przibram, H., Experimentalzoologie Bd. 3. Phylogenese. Wien 1910. — Pütter, A., Die Ernährung der Fische. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1909, Bd. 9. — Derselbe, Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1909, Fischer. — Derselbe, Vergleichende Physiologie, Jena 1911.

## R.

Rauther, M., Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische. Ergebnisse u. Fortschritte d. Zoologie 1910, Bd. 2. — Derselbe, „Fische“ in Sammlung Göschens 1907. — Ravaret-Wattel, Über den Einfluß reichlicher Ernährung auf die Fruchtbarkeit der Fische. Bulletin de la Société centrale d'Agriculture 1906. — Redecke, H. C., Variationsstatische Untersuchungen über Fischarten. Zoolog. Zentralbl. 1902. — Reibisch, J., Über den Einfluß der Temperatur auf die Ent-



wicklung von Fischeiern. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1902, N. F. Bd. 6, Abt. Kiel. — Derselbe, Über die Verbreitung junger Plattfische des ersten Jahres an der deutschen Ostseeküste in den Jahren 1905 und 1906. Mitteil. d. d. Seefischereivereins 1907, Bd. 23. — Reuß, H., Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung des Fischkörpers unter dem Einflusse seines Wachstums und des Wassers. Bericht d. biolog. Stat. München 1908, Bd. 1. — Derselbe, Die Wirkung der Kohlensäure auf die Atmung der niederen Tiere, insbesondere der Fische. Zeitschr. f. Biolog. 1910, Bd. 53. — Richter, E., Die Temperaturverhältnisse der Alpenseen. Verhandl. d. 9. Deutschen Geographentages. Wien 1891. — Römer, F., Die Wanderungen der Fische. Ber. Senckenberg nat. Gesellsch. Frankfurt 1909. — Roth, W., Das Schaumnestproblem. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde 1909. — Rudolphi, K. A., Grundriß der Physiologie 1828, Bd. 2.

## S.

Schiemenz, P., Über Schwarmbildung bei unseren Süßwasserfischen. Deutsche Fischerzeitung 1904. — Derselbe, Betrachtungen über die natürliche Ernährung unserer Teichfische. Deutsche Fischerzeitung 1907, Nr. 19—24. — Derselbe, Über den Wert des Auftriebes (Plankton) als Fischnahrung. Deutsche Fischerzeitung 1905. — Derselbe, Die Nahrung unserer gewöhnlichen Wildfische. Deutsche Fischerzeitung 1905, N. F., 30. Jahrg. — Schimkewitsch, W., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Stuttgart 1910, Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung. — Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898, Verlag Fischer. — Schlesinger, G., Der sagittiforme Anpassungstypus nektonischer Fische. Verhandl. der zool.-botan. Gesellschaft. Wien 1909. — Schneider, O., Untersuchungen über das Auge von *Anableps tetraodon*. Mitteil. d. naturwissensch. Gesellsch. Bern 1908. — Schmidt, Joh., Contribution to the Life-history of the Eel (*Anquilla vulgaris* H.). Cons. perm. pour l'exploration de la mer. Rapports et procès verbaux, Vol. 5. Kopenhagen 1906. — Schott, G., Die jährliche Temperaturschwankung des Ozeanwassers. Peterm. Mitteil. 1895, Bd. 41. — Schreitmüller, W., Originelle Laichakte und Brutpflege verschiedener Fischarten. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde 1910. — Derselbe, Weitere Ansichten über den Zweck der Schaumnester bei Osphromeniden. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde 1909, Jahrg. 6. — Schrodtmann, S., Laichen und Wandern der Ostseefische. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen 1906, N. F. Bd. 7, Abt. Helgoland. — Schultze, O., Über die elektrischen Organe der Fische. Verhandl. d. Gesellsch. d. Naturforscher u. Ärzte 1906. — Derselbe, Zur Frage über den feineren Bau der elektrischen Organe der Fische. Biolog. Zentralbl. 1906, Bd. 26. — Sečerov, S., Farbenwechselversuche an der Bartgrundel. Archiv f. Entw. Mech. 1909, Bd. 28. — Seligo, E., Über den Ursprung der Fischnahrung. Mitteil. d. westpreußischen Fischereivereins 1905, Bd. 17. — Siebold, v., Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863. — Spengel, C., Über Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere. Zoolog. Jahrb. 1904, Supplementband 3. — Staff, F., Produktivität des Karpfens an Eiern. Allgem. Fischerzeitung 1910. — Steche, O., Die Leuchtorgane von *Anomalops k.* und *Protoblepharon p.* Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoolog. 1909, Bd. 93. — Derselbe, Über leuchtende Oberflächenfische aus dem malaischen Archipel. Verhandl. d. zool. Gesellsch. 1907. — Steuer, A., Die Ernährung der Fische und die Bedeutung des Planktons. Stenogr. Protokoll d. internat. Fischerkongr. Wien 1905. — Derselbe, Über das Kiemenfilter und die Nahrung der adriat. Fische. Verhandl. d. zool.-bot. Gesellsch. Wien 1905. — Derselbe, Leitfaden der Planktonkunde. Verlag Teubner 1911. — Stiasny, G., Über einige interessante Entwicklungsstudien vom Seeteufel. Österr. Fischerzeitung 1911. — Sucker, L., Die Fische der Adria. Triest 1895. Verlag Schimpff. — Sumner, F. B., Physiological effects upon fishes of changes in density and salinity of water. Bull. U. S. Bureau of Fisheries 1905. — Supino, F., Il sonno invernale e l'alimentazione delle Carpe. Rendiconti del R. Ist. 1911. Lomb. di sc. e lett., Ser. II, Vol. 44. — Susta, J., Fünf Jahrhunderte der Teichwirtschaft zu Wittingen. Hercke u. Lebeling, Stettin. — Derselbe, Die Ernährung des Karpfens und seiner Teichgenossen. Hercke u. Lebeling, Stettin 1905.

## T.

Taschenberg, O., Die giftigen Tiere. Stuttgart 1909, Verlag Enke. — Thesing, C., Biologische Streifzüge. München 1908, Verlag Schreiber. — Thier-

felder, A., Über das Ortsgedächtnis bei Fischen. Entgegnung. Umschau 1911.  
 — Thilo, O., Das Schwinden der Schwimmblasen bei den Schollen. Zoolog. Anz. 1907, Bd. 31. — Derselbe, Die Augen der Schollen. Biolog. Zentralbl. 1908, Bd. 28.  
 — Derselbe, Die Entwicklung der Schwimmblase bei den Karpfen. Zoolog. Anz. 1908, Bd. 32. — Thumm, J., Geschlechtsbestimmung bei Warmwasserfischen. Internat. Revue d. Hydrob. u. Hydrogr. 1908, Bd. 1. — Tornier, G., Über die Art, wie äußere Einflüsse den Aufbau des Tieres abändern. Verhandl. d. Deutschen zoolog. Gesellsch. 1911. — Trinks, Z., Teichwirtschaft und Fischzucht in Kotzmann. Czernowitz 1908. — Trybom, Über die Lachsarten und deren Wanderungen. Stenogr. Protokoll d. Fischerkongr. Wien 1909. — Tyrowski, A., Zur Kenntnis des Gehörorgans und seine Beziehungen zur Schwimmblase bei den Clupeiden. Bull. internat. Acad. Cracovie 1909.

## U.

Uxküll, J. v., Über die Nahrungsaufnahme des Katzenhaies. Zeitschr. f. Biolog., Bd. 32.

## V.

Vogt, K. und Yung, E., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Braunschweig 1889—1894, Verlag Vieweg. — de Vries, H., Die Mutationstheorie. 1901 bis 1903.

## W.

Wagner, K., Zur Entstehung des jugendlichen Farbenkleides der Forelle. Internat. Revue d. Hydrob. u. Hydrogr. Biolog. Suppl. II, 1911. — Walter, E., Die Brutschädlinge der Fische und die Mittel zu ihrer Vernichtung. Neudamm, Verlag Neumann. — Derselbe, Das Plankton und die praktisch verwendbaren Methoden der quantitativen Untersuchung der Fischnahrung. Neudamm, Verlag Neumann. — Derselbe, Die Fischerei als Nebenbetrieb des Landwirtes und Forstmanns. Neudamm, Verlag Neumann. — Derselbe, Die Karpfennutzung in kleinen Teichen. Neudamm, Verlag Neumann. — Derselbe, Der Flußaal. Neudamm 1910, Verlag Neumann. — Weber, Nußbaum, Karsten, Lehrbuch der Biologie für Hochschulen. Leipzig 1911, Engelmann. — Wegener, M., Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. Zeitschr. f. d. allgem. Physiol. 1910, Bd. 10. — Weigelt, A., Vorschriften für die Entnahme und Untersuchung von Abwässern und Fischwässern. Berlin 1900. — Derselbe, Die Schädigung der Fischerei durch Haus- und Fabrikabwässer. Berlin 1892. — Weinland, E., Zur Magenverdauung der Haifische. Zeitschr. f. Biolog. 1901, Bd. 41. — Derselbe, Über das Auftreten zweier verschiedener Verdauungssekrete im Magen der Rochen. Sitzungsbericht d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. München 1900, Heft 1. — Wesenberg-Lund, Über pelagische Eier usw. Internat. Revue d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. 1909. — Wiedersheim, R., Vergleichende Anatomie. Jena 1889, Verlag Fischer. — Willey, A., Leaf-Mimicry. Spolia Zeylonica 1904, Vol. 2. — Winterstein, H., Beiträge zur Kenntnis der Fischatmung. Archiv f. d. ges. Physiol. 1908, Bd. 125. — Woltereck, R., Tierische Wanderungen im Meere. Berlin 1908.

## Y.

Yung, E., Sur la fonction du pancreas chez les squales. Compt. rend. Acad. de Sc. Paris 1898, T. 127. — Derselbe, Recherches sur la digestion des poissons. Archiv de Zool. expér. 1899, T. 7.

## Z.

Zander, E., Neuere Untersuchungen über die natürliche Nahrung bei Süßwasserfischen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1903, Bd. 75. — Derselbe, Das Kiemenfilter bei Tiefseefischen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoolog. 1906, Bd. 85. — Derselbe, Studien über das Kiemenfilter bei Süßwasserfischen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoolog. 1903, Bd. 75; 1905, Bd. 84; 1906, Bd. 85. — Zeitschrift für Fischerei, Deutscher Fischerei-Vereinsverlag. — Zschokke, F., Der Lachs und seine Wanderungen. Stuttgart 1906, Nägele. — Zuntz, N. und Crohnheim, W., Die Bedeutung der Naturnahrung für die Ernährung der Teichfische. „Aus deutscher Fischerei“, Uhles-Festschrift. Neudamm 1911. — Zuntz, N., Teichwirtschaftliche Streitfragen. Vortrag, gehalten im Verein Deutscher Teichwirte 1910, S.-A.



# AMPHIBIEN.

Bearbeitet von Dr. Max HILZHEIMER in Stuttgart.

---





# I. Allgemeine anatomisch-physiologische Übersicht.

## 1. Diagnose.

Die Unterschiede der Amphibien von den Reptilien wollen wir zunächst in einer kurzen Form zusammenfassen, bevor wir sie im einzelnen besprechen, wobei wir Werners Diagnose folgen: „Die Amphibien sind wie die Reptilien wechselwarme Wirbeltiere, aber meist mit nackter, sehr drüsenreicher Haut; die Gliedmaßen sind, wenn vorhanden, stets als Füße, nicht, wie bei den Fischen, als Flossen entwickelt; ferner durchlaufen die Amphibien in der Jugend meist eine Metamorphose, während welcher sie durch Kiemen atmen, während im erwachsenen Zustand trotz des Besitzes von Lungen entweder die Kiemenatmung beibehalten wird oder Lungenatmung, ausnahmsweise aber Atmung durch die äußere Haut und Mundhöhlenschleimhaut dafür eintritt. Das Hinterhaupt steht durch ein paar Gelenkhöcker mit dem ersten Wirbel in Verbindung. Das Herz besitzt eine einfache Kammer und eine vollständig oder unvollständig geteilte Vorkammer. Krallen an den Fingern und Zehen, bei den Reptilien allgemein verbreitet, fehlen den Amphibien, wenn wir von den Fröschen aus der Gattung *Xenopus* und *Hymenochirus* und dem japanischen Molch *Onychodactylus* absehen.“

Diese Eigentümlichkeiten der Amphibien erklären sich zum großen Teil dadurch, daß die Tiere in ziemlich vollständiger Weise an das Leben im Wasser angepaßt sind. Und tatsächlich ist die Mehrzahl, selbst wenn sie das Land bewohnen, derartig vom Wasser abhängig, daß sie dann wenigstens an feuchte Orte gebunden sind. Und dafür, daß auch solche Amphibien, die jetzt wenig ins Wasser gehen, doch von wasserbewohnenden Vorfahren abstammen, spricht, daß mindestens für die Jungen in irgendeiner Weise Ersatz für das Wasser geschaffen wird, wie wir dies bei dem Kapitel Brutpflege noch sehen werden.

Dementsprechend ist auch die Körperform ausgebildet. Wir finden entweder langgestreckte, eidechsenartige Tiere, die sich im Wasser mit Hilfe eines langen Ruderschwanzes bewegen, Schwanzlurche, Urodela. Dann

sind die Zehen nicht durch Schwimmhäute verbunden und es liegt die Bewegung nach dem Prinzip des Schraubendampfers vor.

In diesem Fall kann der Körper sehr lang gestreckt werden und es kann eine Rückbildung der Extremitäten eintreten, die bis zu völligem Schwund der hinteren gehen kann.

Oder ein äußerer Schwanz fehlt. Wir haben dann kurze gedrungene Tiere, die im Wasser mit den Hinterbeinen, deren Zehen meist durch Schwimmhäute verbunden sind, nach dem Prinzip des Ruderbootes (vgl. S. 325) schwimmen. Die Vorderbeine dienen im Wasser dann nur zum Steuern und Halten der Gleichgewichtslage (Froschlurche, Anura).

Auch hier finden wir wieder, was bei den Reptilien näher ausgeführt ist, daß die mehr an der Oberfläche des Wassers lebenden Frösche stark vortretende Augen haben, während die sich mehr unter der Oberfläche aufhaltenden Schwanzlurche diese Eigentümlichkeit nicht besitzen.

Die dritte Gruppe, die Schleichenlurche, stellt eine vom Wasser unabhängige Anpassung an unterirdisches Landleben dar.

Es ist wahrscheinlich, daß die Wasserranpassung erst erworben ist, daß nämlich die Amphibien von landlebenden-reptilienähnlichen Vorfahren abstammen. Und tatsächlich haben die geologisch ältesten Amphibien, die Stegocephalen, noch mancherlei Charaktere, die sich nur als überkommen von Landbewohnern erklären lassen, wie z. B. einen festen Hautpanzer (Fig. 77). Freilich können wir zunächst die modernen Amphibien nicht auf jene alten zurückführen; denn die Stegocephalen starben in der Trias aus. Und die jetzigen Amphibien beginnen, wenn wir von einigen kretaceischen Ichthyoidea absehen, erst im Eozän. Trotz dieser geologischen Lücke ist aber wohl doch ein Zusammenhang anzunehmen; wenn auch neuerdings der Versuch gemacht ist, für die Stegocephalen eine neue vierte Wirbeltierklasse zu errichten (J a e c k e l), so haben beide doch zuviel übereinstimmende Charaktere, z. B. die Knochen der Schädelunterseite, als daß keine Beziehung existieren sollte.

Da so die ganze Organisation der Amphibien nur aus ihrer Anpassung an das Wasser verstanden werden kann und diese bei dem anatomischen Teil besonders betont werden wird, so kann im speziellen Teil der betreffende Abschnitt fortgelassen werden.

## 2. Skelett.

Schon das Skelett zeigt derartige Anpassungen.

**Wirbelsäule.** Weniger allerdings die Wirbelsäule (s. Fig. 56), wenn man nicht die persistierende Chorda bei den Ichthyoidea als solche ansehen will, die sich freilich auch bei den Gymnophionen findet. Bei den übrigen Amphibien sind die Wirbel vollständig verknöchert. Und zwar sind sie



entweder vorn hohl (Urodelen) oder hinten (Mehrzahl der Anuren). Sonst zeichnet sich die Wirbelsäule durch geringe Gliederung aus. Es ist nämlich nur der erste Halswirbel und der Beckenwirbel besonders entwickelt. Eine Umbildung des zweiten Halswirbels zum Epistropheus unterbleibt. Während die Wirbelzahl bei den Urodelen sehr variabel ist

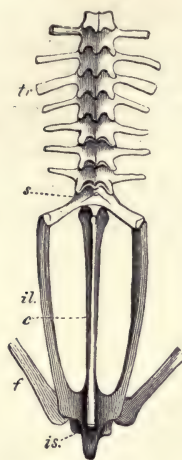


Fig. 56.  
Wirbelsäule und Becken des Frosches.  
(Nach Gegenbaur.)  
*tr* Seitenfortsätze der Wirbel; *s* Sakralwirbel; *c* Coccyx; *il* Ileum; *is* Ischium; *f* Femur.

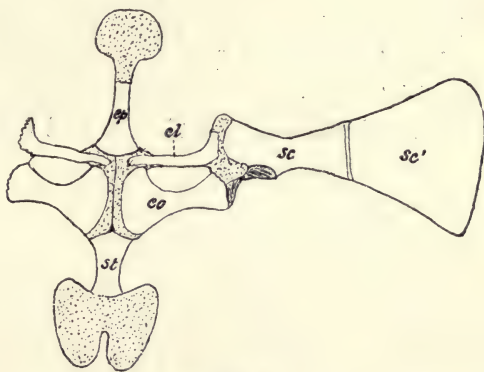


Fig. 57.  
Schultergürtel eines Frosches. (Nach Ecker aus Boas.)  
*cl* Schlüsselbein; *co* hinterer Abschnitt des Coracoids; *ep* Episternum; *sc* unterer Teil des Schulterblattes; *sc'* oberer Teil desselben (Supracarpulare); *st* Brustbein.  
Die knorpeligen Teile punktiert.

und eine sehr hohe sein kann, kommen bei den Anuren höchstens neun vor. Bei ihnen, denen ein äußerlicher Schwanz fehlt, findet sich hinter dem Beckenwirbel ein langes, einheitliches Knochenstück, Coccyx genannt.

**Extremitätengürtel.** Eine weitgehende Anpassung an das Wasserleben zeigt der Brustkorb. Ein starrer, unbeweglicher Brustkorb wäre für die schnell wechselnden Druckschwankungen im Wasser ungeeignet (vgl. Walfische). Deshalb besitzen die Amphibien keinen geschlossenen Brustkorb, indem ihnen entweder die Rippen fehlen (Froschlurche) oder ein (verknöchertes) Brustbein (Schwanzlurche). So mußte sich dieses bei den ersteren an den Brustgürtel anschließen.

Der Brustgürtel selbst zeigt durch seine geringe Verknöcherung ebenfalls Anpassungen an das Wasserleben. Der Vorteil besteht in einer dadurch erreichten größeren Elastizität. Auch bei den Wassersäugern finden wir eine Neigung zur geringeren Verknöcherung des Skeletts mit langem Bestand des Knorpels. Die Verknöcherung ist bei den Urodelen (s. Fig. 57) geringer als bei den Anuren (s. Fig. 58), bei denen wir genau dieselben



Fig. 58. Schultergürtel eines Landsalamanders. Bez. wie in Fig. 57.  
(Nach Ecker aus Boas.)

Knochen, wie im Brustgürtel der Reptilien, finden. Aus Fig. 57 und 58 mag der Grad der Verknöcherung hervorgehen.

Der Beckengürtel mußte natürlich wegen seiner großen Bedeutung für die Bewegung auf dem Lande gut ausgebildet bleiben. Aber bei den Urodelen (s. Fig. 59) ist auch er nur teilweise verknöchert, während er bei den Froschlurchen entsprechend seiner größeren Inanspruchnahme vollständig verknöchert ist. Stets findet sich ein dorsales Ileum und ein ventrales, verschmolzenes Scham-Sitzbein (Ischio-pubis). Die auffallende Verlängerung des Ileums der Anuren war wegen der verlängerten Hinterbeine nötig.

Die Gliedmaßen sind nach dem Schema der Landtiere gebaut. Die beiden Unterarm- und Unterschenkelknochen sind bei den Anuren zu einem Stück verschmolzen. Im Tarsus und Carpus kann es zu größeren Ver-

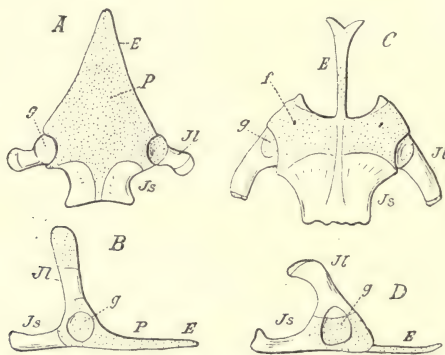


Fig. 59. Becken von Menobranchius (A, B) und Salamandra (C, D). (Nach Gegenbaur.) A, C von unten; B, D von der Seite; *Il* Ileum; *Js* Ischium; *f* Öffnungen am knorpeligen Teil des Ischium; *P* Pubis; *E* Epipubis; *g* Hüftpfanne. Die knorpeligen Teile punktiert. Bei dem Wasser nicht verlassenden Menobranchius ist die Knorpelmasse ausgedehnter als bei der terrestrischen Salamandra.

schmelzungen kommen. Bei den Anuren sind die beiden distalen Fußwurzelknochen lange zylindrische Stücke geworden. Ein Intermedium scheint ihnen in Hand und Fuß zu fehlen.

Bei keinem rezenten Amphibium hat die Hand mehr als vier Finger, der Fuß jedoch fünf Zehen, wozu noch Spuren eines Anhangs („sechste Zehe“?) kommen. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um eine sekundäre Verbreiterung infolge des Schwimmens, wie wir sie auch in den Extremitäten der Wasserreptilien finden (vgl. S. 334). Mit Rudimentärwerden oder Schwinden der Extremitäten werden auch die Gürtel zurückgebildet. Doch fehlt keinem Amphibium, mit Ausnahme der Coecilien, das vordere Extremitätenpaar.

**Schädel.** Am Schädel zeigt eine ebenfalls starke Ausdehnung des Knorpels und geringere Verknöcherung, als wir sie bei den Reptilien finden, die Wasseranpassung durch Herstellung einer mehr elastischen Schädelkapsel. Bei den Larven, die ja im Wasser leben, hat überhaupt keine Verknöcherung



statt. Die knorpeligen und knöchernen Teile mögen am besten aus den beistehenden Figuren (s. Fig. 60 und 61) entnommen werden, in denen die Knorpel punktiert sind. Bei Urodelen ist die Verknöcherung etwas vollkommener. Das wichtigste ist, daß am Hinterhaupt aller Amphibien nur die Exokzipitalia verknöchern. Da diese so die Verbindung mit der Wirbelsäule übernehmen müssen, haben die Amphibien einen doppelten Gelenkkopf an Stelle des basiokzipitalen Gelenkkopfes der Reptilien. Da auch die Säugetiere einen solchen doppelten Gelenkkopf haben, hat man daraus auf eine nähere Beziehung zwischen ihnen und den Amphibien schließen wollen, doch ist später gezeigt, daß dieser Unterschied zwischen

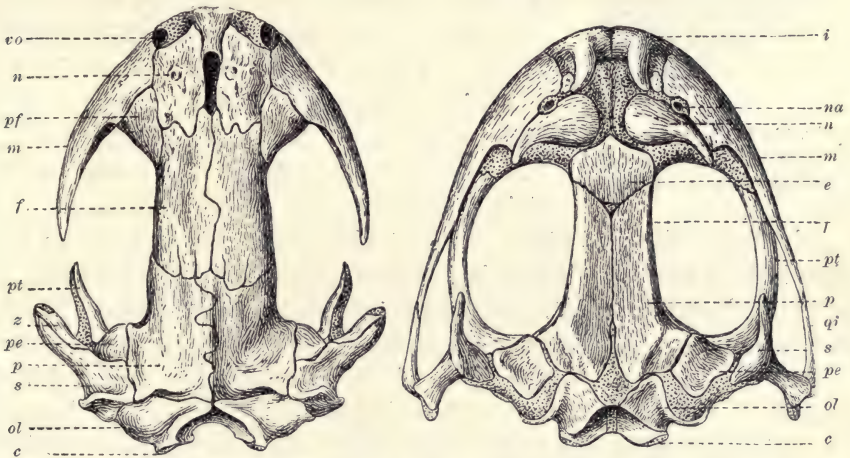


Fig. 60. Schädel eines Urodelen (Triton). Fig. 61. Schädel eines Anuren (Frosch). Beide von oben gesehen, die knorpeligen Teile punktiert. (Nach Parker aus Boas.)

c Hinterhauptsgelenkhöcker; e Ethmoid; f Stirnbein; i Zwischenkiefer; m Oberkiefer; n Nasenbein; na äußeres; ol Occipitale laterale; p Scheitelbein; pf Vorderstirnbein; pt Flügelbein; p Quadratbein; qi Quadratojugale; s Schuppenbein; vo Vomer.

Säugetern und Reptilien nur ein gradueller ist; anderseits entspricht das Hinterende des Amphibienschädels nicht dem des Säugerschädels, wie der Verlauf der Nerven zeigt.

Auch die weiter nach vorn liegenden Teile der Schädelbasis zeigen noch Unterschiede; an Stelle von Basisphenoid und Präsphäenoid finden wir bei allen Amphibien, auch den Stegocephalen, einen einzigen mächtigen Hautknochen, das Parasphenoid, eine Eigentümlichkeit, die sie mit den Fischen teilen.

### 3. Verdauungstraktus.

Auch der Darmtraktus zeigt in Anpassung an das Wasserleben Vereinfachung gegenüber dem der Reptilien. Diese einfache Gestaltung wird wohl auch mit veranlaßt durch die Einfachheit der leicht verdaulichen Nahrung, da alle ausgewachsenen Amphibien Fleischfresser sind. Nur im Larven-

zustand nehmen einige Pflanzennahrung und zeigen dann dementsprechend besondere Anpassung.

Die Mundhöhle zeigt die ursprüngliche primitive, parallele Nebeneinanderlagerung der Knochen der Gaumenreihe und Kieferreihe. Und die Form der Zähne ist sehr einförmig, da sie nur Organe zum Festhalten der Nahrung sind. Es sind meist einfache Hohlkegel, deren nach rückwärts gewendete Spitze in zwei Zacken ausläuft. Bei den Stegocephalen wurde eine Verstärkung der manchmal sehr großen Zähne durch Fältelung der Wände (Labyrinthodontia) erreicht (s. Fig. 62).

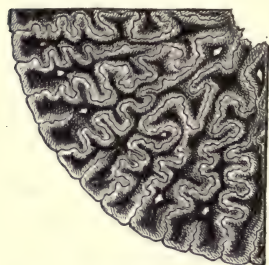


Fig. 62. Teil eines Querschnittes eines Zahnes von *Mastodonsaurus giganteus* Jäg. (Nach Döderlein.)

Außer auf den Kieferknochen können noch Zähne auf dem Vomer, Palatinum und Parasphenoid vorkommen. Andererseits findet Rückbildung statt; so fehlen die Kieferzähne bei Siren, zum völligen Schwinden kommt es bei einigen Froschlurchen (*Bufo*, *Pipa*).

Die Zunge der Amphibien zeichnet sich durch Drüsenreichtum aus. Diese Drüsen sondern ein klebriges Sekret ab, welches beim Ergreifen der Nahrung eine Rolle spielt. Die Zunge wird durch zwei Muskeln bewegt. Der Protraktor schleudert sie nach vorn, der Retraktor zieht sie zurück.

Ihre Form ist recht eigenartig, da sie entweder mit dem vorderen Ende angewachsen ist (s. Fig. 102, S. 226), so daß das hintere frei bleibt (Anuren), oder mit der Mitte (s. Fig. 103, S. 226), so daß die Ränder frei sind. Diesen

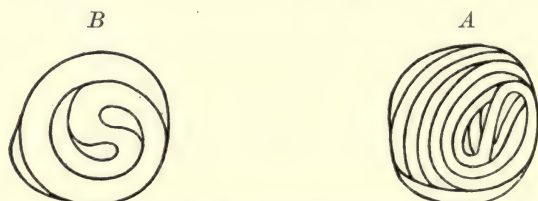


Fig. 63. Darmknäuel von Kaulquappen, die mit Pflanzenkost (A) und mit Fleischkost (B) ernährt sind. (Nach Babak aus Hesse-Doflein.)

Amphibien mit wohlentwickelter Zunge (*Phaneroglossa*) stehen einige Anuren mit unentwickelter gegenüber (*Aglossa*: *Pipa*, *Xenopus*).

Wie bei allen Wassertieren sind die Mundhöhlendrüsen, abgesehen von den Zungendrüsen, gering entwickelt. Ichthyoden, Derotremen und Gymnophionen fehlen sie ganz. Die anderen haben im Gaumendach eine in der Gegend der Prämaxille liegende tubulöse Drüse, bei Anuren findet sich dahinter sogar noch eine zweite.

Der Darmtraktus ist entsprechend der gleichförmigen und einfachen Nahrung ebenfalls sehr gleichförmig. Er bildet einen Schlauch, in



welchem der Magen eine einfache Erweiterung ist und der Enddarm als Kloake dient. Von Drüsen sind Leber und Bauchspeicheldrüse zu nennen.

Großes Interesse für die Bedeutung des Darmes haben die Beobachtungen von B a b a k und Y u n g an den alles fressenden Kaulquappen des Frosches. Wurden Kaulquappen gleicher Herkunft nur mit pflanzlicher Nahrung gefüttert, so erhielten sie einen sehr langen Darm, wurden sie nur mit Fleisch ernährt, so blieb er erheblich kürzer (s. Fig. 63). Der kürzeste Darm der Pflanzenfresser betrug 5,4, der längste der Fleischfresser 4,9 Körperlängen. Diese Veränderung scheint nicht durch die Konsistenz der Nahrung, sondern durch chemischen Reiz derselben auf den Darm verursacht zu werden.

#### 4. Atmungsorgane.

Bei vielen Amphibien mit rückgebildeter Lunge ist die Mundschleimhaut von einem reichlichen Kapillargefäßsystem durchsetzt und so ein Atemorgan geworden. Bei den Amphibien, die Lungen besitzen, ist das Atmen

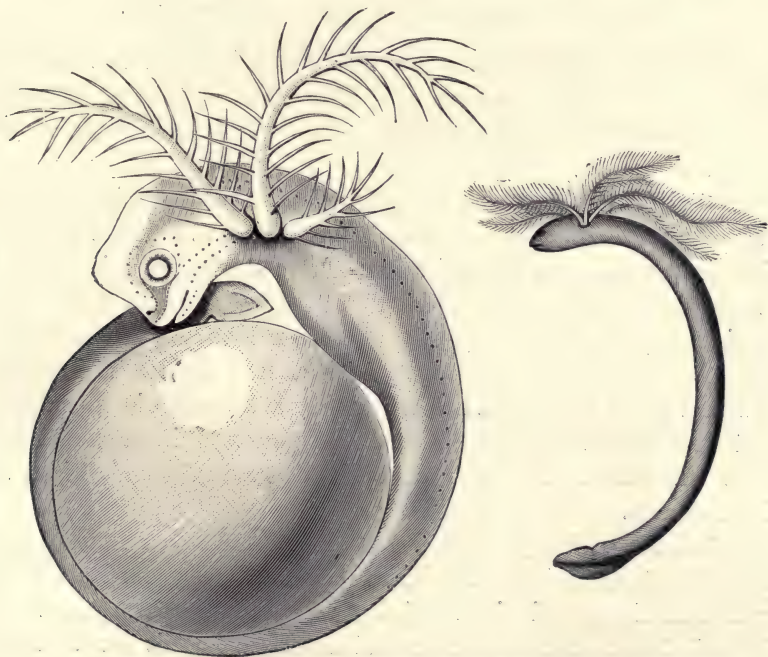


Fig. 64. Äußere Kiemen der Larve von *Epierium glutinosum*, einer Coecilie.  
(Nach Sarasin aus Wieder'sheim.)

ein Schluckakt. Bei geschlossenem Maul wird durch die Nase Luft in die Mundhöhle eingesogen, indem diese durch Senken der Haut zwischen den Unterkieferknöcheln vergrößert wird. Dann werden die Nasenlöcher ge-

geschlossen, die Kehlhaut wird wieder angezogen und so die Luft in die Lungen gepreßt. Durch Kontraktion der Leibeswand wird dann die verbrauchte Atemluft aus dem Munde wieder herausgedrückt.

Die Lungen sind sackförmige Organe, deren Wände in einfachen Fällen glatt sind, bei Salamandern und Anuren aber ein weitmaschiges Alveolensystem besitzen. Bei den Anuren sitzen sie weit vorn, so daß die Trachea sehr kurz ist, während sie bei Urodelen stark verlängert werden kann. Ein

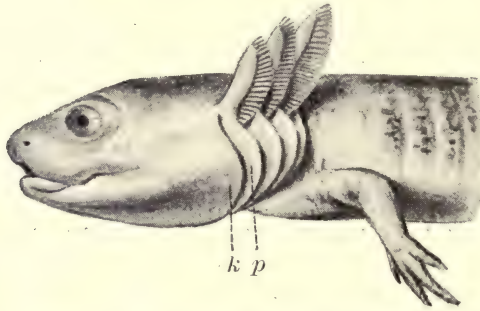


Fig. 65. Kopf usw. einer Urodelenlarve (schematisiert). (Nach Boas.)  
*k* Kiemendeckel; *p* dünne Platte am ersten Kiemenbogen.

knorpeliges Kehlkopfskelett ist stets vorhanden, doch wird es nur bei den Anuren zu einem mit schwingender Membran versehenen Stimmorgan. Aber auch die Urodelen besitzen eine wohlausgebildete Kehlkopfmuskulatur.

Eine neue Einrichtung zur Atmung zeigen die Amphibienlarven, nämlich die durch Kiemen. Bei den Anuren- (s. Fig. 64 u. 65) und ganz jungen Urodelenlarven finden wir unmittelbar hinter dem Kopf seitlich zwei bis drei verästelte Ausstülpungen, „Kiemen“, die hinter und über vier Spalten, den „Kiemenspalten“, sitzen (s. Fig. 65). Diese letzteren durchbrechen den Darm nach innen. Die Atmung geschieht nun in der Weise, daß das Atemwasser durch den Mund aufgenommen und durch die Kiemenspalten ausgestoßen wird, so daß die Kiemen ständig von einem Strom frischen Wassers umspült werden, aus dem sie den zum Leben nötigen Sauerstoff entnehmen.

Die äußeren Anhänge entbehren einer knöchernen Stütze, dagegen werden die Brücken zwischen den Kiemenspalten des Darmes durch Knochen, die mit dem Zungenbein in Verbindung stehen, Kiemenbogen, verstärkt.

Diese äußeren Kiemen bestehen bei den Urodelen bis zur Verwandlung und bei den Perënnibrachiaten sogar das ganze Leben; bei den Anurenlarven, wo sie anfänglich auch bestehen, werden sie im Laufe der Entwicklung von einer vor den Kiemenspalten liegenden Hautfalte, den Kiemendeckeln, überwachsen (s. Fig. 66). Sie kommen dadurch in eine Höhle zu liegen, die meist durch eine auf der linken Seite befindliche



Öffnung mit der Außenwelt kommuniziert, nur bei Pipa und Verwandten finden sich zwei, jederseits eine.

Wie können wir uns nun die Entstehung von Kiemen erklären? Zwar für den, der die Amphibien von Fischen ableitet, ist die Frage einfach zu lösen. Er sieht darin keine Neuerwerbung, sondern einen von den Vorfahren ererbten Charakter, obwohl auch hierbei noch eine Schwierigkeit in dem anderen Bau der Kiemen bei beiden Wirbeltierklassen bestünde. Weniger einfach liegt die Sache, wenn wir die Amphibien von landbewohnenden, reptilienähnlichen Vorfahren abstammen lassen; dann ist in den Kiemen eine neue Erwerbung als Anpassung an das Wasserleben zu sehen. Um Wasser zu atmen, sind Lungen natürlich ungeeignete Gebilde; so tritt ein Ersatz dafür ein. Und wir finden daher bei allen Amphibien eine ausgedehnte Hautatmung; dieselbe kann lokalisiert sein auf Teile der Mundschleimhaut, wie wir dies schon sahen. Auch bei anderen Tieren tritt eine solche Atmung durch die Haut ein; bei gewissen Wasserreptilien ebenfalls durch Mundschleimhaut (vgl. S. 335) und Wassersäugern möglicherweise sogar durch die Oberhaut (vgl. Walfische).

Denken wir uns nun bei den Amphibienlarven die Hautatmung ebenfalls lokalisiert, aber auf die hinter dem Kopf gelegenen Teile der Haut, so ist

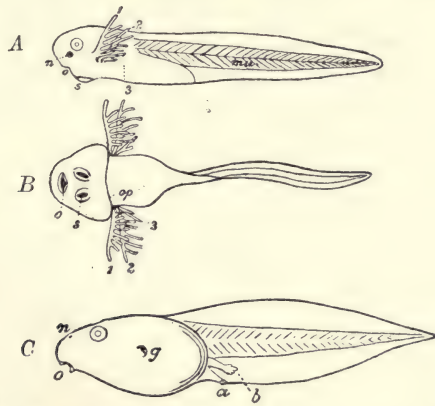


Fig. 66. *A* junge Froschlarve von der Seite; *B* etwas ältere von der Bauchseite; *C* noch ältere mit einem Kiemen; 1, 2, 3 äußere Kieme; *a* After; *b* Hintergliednasten; *g* Kiemenöffnung; *mn* Schwanzmuskeln; *n* Nasenloch; *o* Mund; *op* Kiemendeckel; *s* Haftorgan. (Aus Boas.)

es leicht denkbar, daß hier Ausstülpungen entstanden, um eine Vergrößerung dieser Teile zu erzielen. Diese Vergrößerung mag auf Kosten der benachbarten Teile stattgefunden und so zur Durchbrechung der Haut und weiter des Darmes geführt haben. Andererseits wurde die Gewohnheit, durch den Mund zu atmen, beibehalten. Nur wurde das aufgenommene Atemwasser nicht mehr in die Lungen gepreßt, sondern durch die neuen Öffnungen ausgestoßen, da ja die Lungen und die zu ihnen führenden Luftwege rudimentär

wurden. Sie sind bei den Larven der Amphibien vorhanden, funktionieren aber noch nicht als Atmungsorgane.

Eine andere Erklärung gab G a d o w, der meinte, daß die Kiemen ursprünglich der Ernährung gedient hätten. Aber in Fällen, wo die Tiere ihre ganze Entwicklung im Ei durchmachen, scheint doch nach W i e d e r s h e i m s Beobachtungen die Ernährung durch den Schwanz, nicht durch die Kiemen zu geschehen. (Vgl. Antillenfrosch, Wabenkröte S. 217 u. 221.) Und wo besondere Atmungsorgane der Larven nötig sind, gehen sie aus den Kiemen hervor (vgl. Beutelfrösche S. 219). Diese Änderung in der Lage des sauerstoffaufnehmenden Organes bedingte natürlich auch eine Änderung des Blutkreislaufes.

### 5. Blutkreislauf.

Vom Herzen strömt bei den Amphibienlarven (s. Fig. 67) das venöse Blut durch die Aorta ascendens nicht nach der Lunge, da eine solche ja fehlt, sondern nach den Kiemen, und zwar, da von den vier vorhandenen Arterienbogen nur

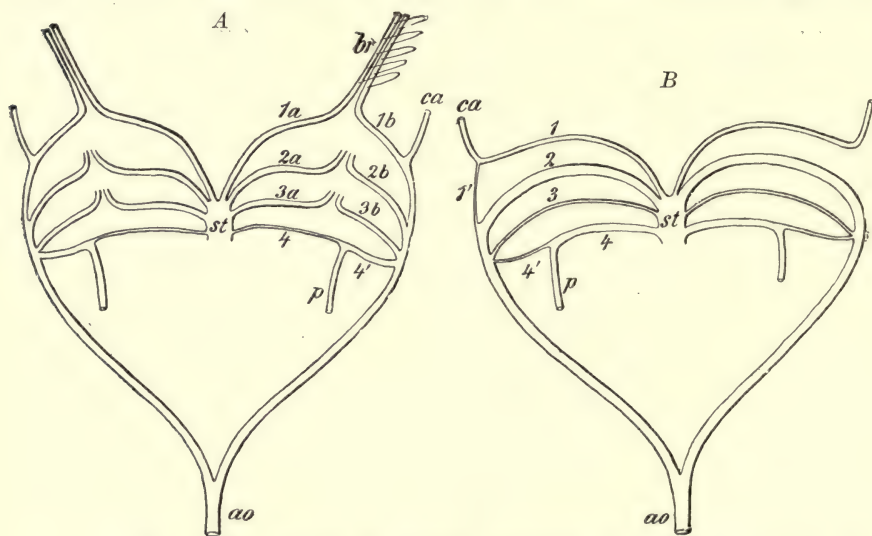


Fig. 67. Arterienbogen der Urodelen (schematisch). (Nach Boas.)

A Larve; B erwachsenes Tier; ao Aorta; br Kieme (abgeschnitten, am 2. und 3. Bogen fortgelassen); ca Carotis; p Lungenarterie; st Arterienstamm; 1–1' erster; 2 zweiter; 3 dritter; 4–4' vierter Arterienbogen; 1a–3a erste bis dritte zuführende Kiemenarterie; 1b–3b erste bis dritte abführende Kiemenarterie.

drei eine Kieme tragen, in drei blutzuführenden Gefäßen (Fig. 67, 1a–3a). Hier nimmt es Sauerstoff auf und wird in den nunmehr arterielles Blut führenden Teilen der Kiemenarterien (dieser abführende Teil wird auch Kiemenvene genannt) abgeführt (Fig. 67, 1b–3b), welche durch ihre Vereinigung von beiden Seiten die Aorta bilden. Vom vierten kiemenlosen Arterienbogen



geht die Lungenarterie ab (Fig. 67 p). Der Teil zwischen ihr und dem Arterienstamm, der venöses Blut enthält, ist sehr dünn, während der übrige Teil dieses Arterienbogens (Fig. 67, 4) sehr weit ist. Das Blut strömt hier von der Aorta descendens zur Lungenarterie, so daß der Lunge wohl überwiegend arterielles Blut zugeführt wird. Bei den Erwachsenen sind die Verhältnisse dieses Arterienbogens gerade umgekehrt. In den Kiemen selbst findet eine Verzweigung in feinste Gefäße statt, wie in den Lungen (s. Fig. 67 B). Von der Aorta wird es dann durch Seitenäste den verschiedenen Körperteilen

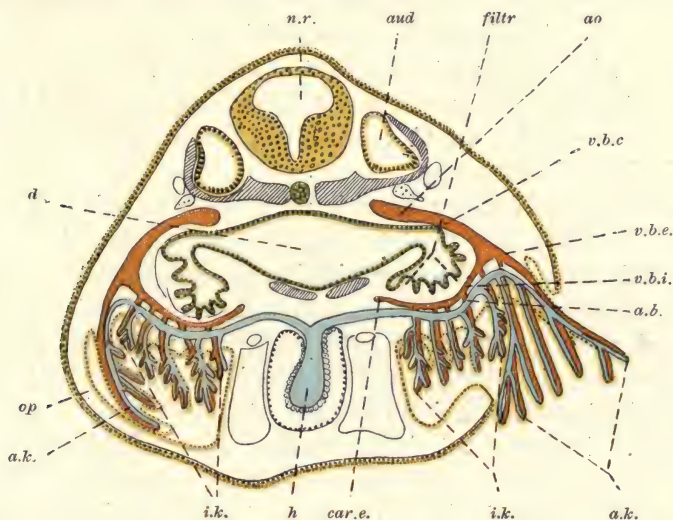


Fig. 68. *Rana esculenta* (Wasserfrosch). Kombinierte Querschnitt durch den Kopf einer 13 mm langen Kaulquappe, den ersten Kiemenbogen darstellend; auf der rechten Seite sind die äußeren Kiemen (a.k.) durch den bereits erfolgten Abschluß der Kiemenhöhle in diese eingeschlossen und beginnen sich rückzubilden. Links ist die Kiemenhöhle noch offen, die äußeren Kiemen noch frei und stark entwickelt. a.b. erste (sekundäre) Kiemenarterie; a.k. äußere Kieme; ao Aortawurzel; aud Gehörbläschen; c.e. Carotis externa; d. Darmlumen; filtr. Anlage des Filtrierapparates; h. Herz; i.k. innere Kieme; nr. Anlage des Zentralnervensystems (Nervenrohr); op. Kiemendeckel; v.b.c. Vena branchialis communis; v.b.e. Vena branchialis externa; v.b.i. erste innere Kiemenvene, aus dem ventralen Schenkel des primären Gefäßbogens hervorgegangen. — Derivate des Ectoderm braun, Entoderm grün, arterielles Blut rot, venöses Blut blau. (Nach Fr. Maurer aus Schimkewitsch.)

zugeführt. Das in den Geweben durch Sauerstoffabgabe venös gewordene Blut wird durch die Venen, die sich alle zum Sinus venosus vereinigen, dem Herzen wieder zugeführt. Dieses enthält daher bei den Amphibienlarven nur venöses Blut.

Bei der Metamorphose gehen die Kiemen mit ihren Gefäßen zugrunde und die zuführenden und abführenden Gefäße vereinigen sich zu einem einheitlichen Arterienbogen. Durch die Verbindung aller wird wie vorher die Aorta gebildet. Aber der erste Bogen, der den Kopf versorgt (Carotiden), verliert gewöhnlich die Verbindung mit den anderen. Auch der vierte Bogen verliert manchmal die Verbindung mit den anderen und setzt sich nur in der Lungenarterie fort. Der dritte Bogen kann völlig rudimentär werden.

In solchen Fällen wird die Aorta allein vom zweiten Arterienbogen gebildet, der überhaupt bei allen Amphibien der stärkste ist.

Da nun von der Lunge das arterielle Blut wieder zum Herzen strömt, so haben die erwachsenen Amphibien wie auch die anderen Landwirbeltiere wieder einen doppelten Kreislauf. Aber es kommt trotzdem nicht zu einer scharfen Trennung von arteriellem und venösem Blut.

Denn in der Herzkammer fehlt jede Scheidewand, und die dünne Scheidewand des Vorhofes ist von Öffnungen durchbohrt, also unvollkommen. Wenn es trotzdem nicht zu einer völligen Mischung beider Blutarten im Herzen kommt, so wird dies durch ein kompliziertes Klappensystem erreicht, durch dessen Wirkung das arterielle Blut des linken Vorhofes fast allein in die beiden ersten Arterienbogen gelangt, während das venöse Blut des rechten Vorhofes zwar zum geringeren Teil ebendahin, der Hauptmasse nach in das dritte und vierte Gefäß gelangt.

Der Vorteil, der in dieser Blutmischung für Wassertiere liegt, indem deren Atembedürfnis herabgesetzt wird, ist bei den Reptilien S. 260 besprochen. Bei den Amphibien aber wird in noch engerer Anpassung an das Wasser diese Einrichtung noch verbessert und die Bedeutung der Lungenatmung noch mehr herabgesetzt. Bei ihnen gehen nämlich vom vierten Arterienbogen zahlreiche Gefäße an die Haut, die also venöses Blut empfängt. Hier bilden sie ein feinverzweigtes Kapillarnetz, das befähigt ist, Sauerstoff aufzunehmen. Das nun arteriell gewordene Blut mischt sich mit dem venösen und geht zum rechten Vorhof des Herzens, so daß durch die Hautatmung noch im Körper ein Teil des verbrauchten Blutes wieder ersetzt wird. Diese Hautatmung kann so zunehmen und die Lungenatmung überwiegen, daß die Lungen überflüssig und ganz rückgebildet werden.

## 6. Nervensystem.

Das Gehirn ist noch einfacher als bei den Reptilien; dies zeigt schon die Ansicht von oben, in welcher das Zwischenhirn erscheint, da es nicht

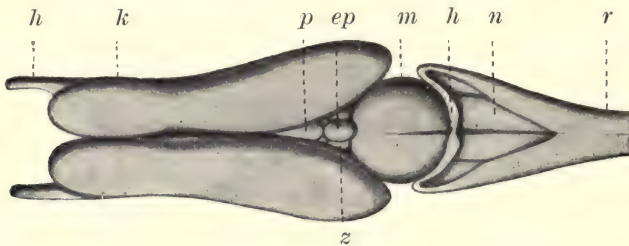


Fig. 69. Gehirn eines Wassersalamanders von oben. (Nach Burkhardt aus Boas.)  
 ep Epiphyse; h Hinterhirn; k Riechkolben; m Mittelhirn; n Nachhirn; p Paraphyse; r Rückenmark; z Zwischenhirn.

von der Großhirnhemisphäre überdeckt ist. Hierin wie überhaupt in der Einfachheit des Hirnbaues übertreffen die Urodelen (s. Fig. 69) noch die



Anuren (s. Fig. 70), deren Hemisphären noch schlanker sind. Sie sind durch die Mantelspalte getrennt, aber bei den Anuren im vorderen Abschnitt verwachsen. Die Lobi olfactorii sind weniger deutlich abgesetzt als bei den Reptilien. Das Kleinhirn ist geringer entwickelt, selbst unbedeutender als bei den Fischen.

Vom Zwischenhirn geht die Epiphyse ab. Bei den Urodelen reicht sie nicht über die Schädeldecke hinaus. Bei den Anuren kommt sie unter die Haut zu liegen und kann im Alter die Verbindung mit dem Hirn verlieren („Stirnorgan“). Ein Parietalaugse scheint bei Stegocephalen

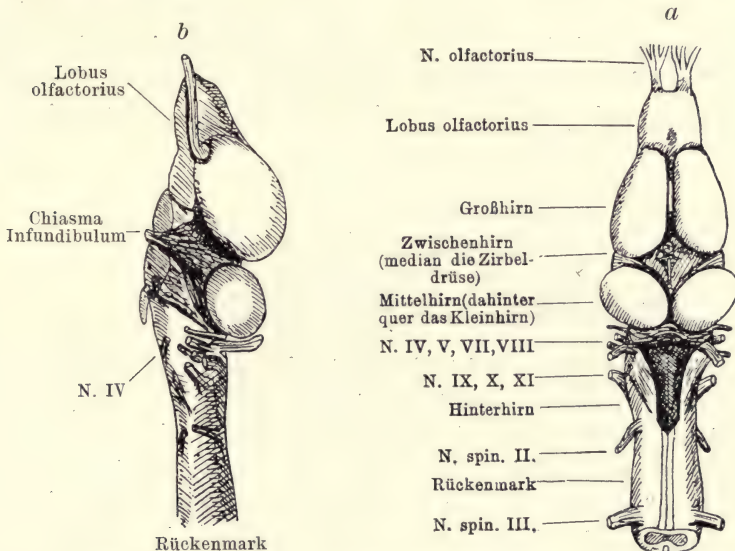


Fig. 70. Das Gehirn des Frosches. (Nach Gaupp von Hempelmann.)  
a von oben; b von der Seite.

entwickelt gewesen zu sein, da hier der Schädelpanzer eine Durchbrechung zeigt.

Das Infundibulum trägt hinten einen Vorsprung, der sich in viel stärkerer Ausbildung bei den Fischen als Saccus vasculosus wiederfindet, also wohl irgendwie für das Leben im Wasser Bedeutung hat. Trotzdem bildet das Amphibiengehirn nicht etwa einen Übergang zwischen Reptilien- und Fischgehirn, sondern es ist primitiver als dieses.

„Das Amphibiengehirn ist neben dem der Petromyzonten das einfachste Gehirn, welches in der Vertebratenreihe vorkommt“ (Wiedersheim).

Sein weiterer Bau und der Verlauf der Gehirnnerven mag aus den beistehenden Figuren entnommen werden unter Berücksichtigung des S. 266 bis 268 Ausgeführten.

## 7. Sinnesorgane.

Unter den Sinnesorganen zeigt der Hautsinn eine Neuerscheinung im Auftreten der „Seitenorgane“. Das sind Sinnesorgane, die in mehreren Zügen am Kopf auftreten und sich von da in einer oder mehreren „Seitenlinien“ längs der Körperseite fortsetzen (s. Fig. 71). Sie finden sich nur bei Amphibien im Wasser, also vor allen Dingen bei allen Larven. Bei Tieren, die zeitweilig im Wasser leben, wie Tritonen, unterliegen sie einer gewissen Periodizität. Bei der Metamorphose sinken sie in die Tiefe, über ihnen entsteht ein pigmentfreier Hautfleck, und sie werden so zu „Tastflecken“.

Sie werden vom Facialis, Glossopharyngeus und Vagus innerviert. Es handelt sich also, wie W i e d e r s h e i m hervorhebt, um Nerven, die demselben Zentrum entspringen wie der Gehirnnerv und in die Kategorie des



Fig. 71. Verteilung der Seitenorgane einer Salamanderlarve.  
(Nach Malbranc aus Wiedersheim.)

Akustikus gehören. Auch sonst ist die Haut reich an Nervenendigungen, so daß der Tastsinn als sehr gut entwickelt gelten muß.

Welche Sinnesindrücke die Seitenorgane aufnehmen, wissen wir nicht. Es läßt sich, da sie auch bei den Fischen auftreten, nur vermuten, daß sie irgendwelche Zustände des Wassers den Tieren zum Bewußtsein bringen.

Die Nase bietet keine Besonderheiten, außer daß beim Wasserleben (Larven, Ichthyoden) der Drüsenapparat rückgebildet und ein Verschluß durch Klappen (Froschlurche) vorhanden ist.

Die Augen sind sehr einfach gebaut. Sie sind selbst einfacher als Fischaugen, deren ganze Besonderheiten, wie Argentea, Tapetum, Chorioidaldrüse, mangeln, ebenso wie ein Processus falciformis oder der Kamm der Reptilien.

Der Akkommodationsvorgang geschieht auf andere Weise als bei allen anderen Landwirbeltieren und ähnelt gewissermaßen dem der Fische. Das Auge ist wie bei allen Landtieren für die Ferne eingestellt. Durch Kontraktion des Ciliarmuskels wird die Linse zurückgezogen und so für die Nähe akkommodiert. Die Vorwärtsbewegung der Linse geschieht dann wieder durch besondere Muskeln. Bei Urodelen finden wir einen dorsalen und ventralen Musculus protractor lentis, bei Anuren ist nur der ventrale gut ausgebildet, wenn auch vom dorsalen Spuren vorhanden sind.

Von den Hilfsorganen des Auges sind die Augenlider wenig, die Netzhaut gar nicht durch eigene Muskulatur beweglich. Sie wird infolge des



Rückziehens des ganzen Augapfels durch einen besonderen Muskel, den *Musculus retractor bulbi*, vorgezogen. Ein knöcherner Skleroticalring findet sich nur bei fossilen Formen.

Auch das Ohr (s. Fig. 73) hat bei den Amphibien einen einfacheren Bau als bei den Reptilien. Dies zeigt schon die gering entwickelte Lagena. Die Durchbrechung des Petrosum, die *Fenestra rotunda*, kann einzelnen Amphibien fehlen. Bei Anuren, mit Ausnahme der Pelobatiden, ist noch ein Trommelfell vorhanden, das aber vollkommen in einer Ebene mit der Haut liegt und sich von ihr in nichts unterscheidet. Es fehlt also jede Spur eines äußeren Gehörganges.

Bei den Urodelen, die mehr im Wasser leben, und den unterirdischen Gymnophionen ist wie bei anderen Tieren mit ähnlicher Lebensweise

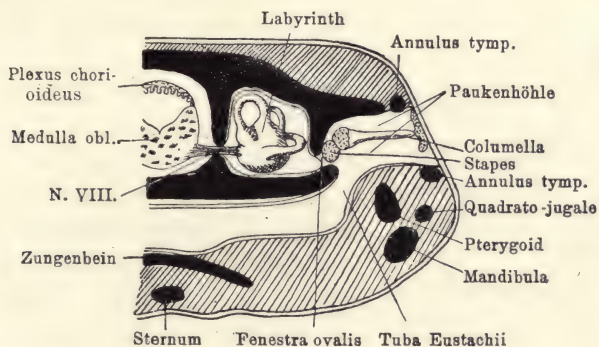


Fig. 73. Schematischer Querschnitt durch den Kopf des Frosches, um die Ohrgegend zu zeigen. (Nach Parker und Haswell aus Hempelmann.)

(vgl. S. 336) ein Trommelfell entbehrlieh. Die Schalleitung geschieht wie bei jenen durch die Kopfknochen.

Von Gehörknöchelchen findet sich ein die *Fenestra rotunda* schließendes (*Operculum*), welchem nach außen ein zweites (*Columella*) aufsitzt. Dessen distales Ende ist bei Urodelen und Gymnophionen frei, bei Anuren heftet es sich an das Trommelfell an.

## 8. Muskulatur.

Die Muskulatur ist bei den Anuren sehr einfach. Sie läßt deutlich eine segmentäre Anordnung erkennen. Auch hierin zeigen sich die Schwanzlurche, wie auch sonst, mehr an das Wasserleben angepaßt als die Froschlurche. Diese weisen wohl im Zusammenhang mit den mehr terrestrischen Lebensgewohnheiten eine ziemlich komplizierte ventrale Muskulatur auf, die jedoch erst nach der Metamorphose in Erscheinung tritt und im einzelnen sehr variabel ist.

## 9. Integument.

Die Haut der Amphibien hat in Anpassung an das Wasserleben den Schuppenpanzer verloren. Die ausgestorbenen Stegocephalen besaßen zum Teil noch einen vollkommenen Panzer, der auch am Kopf nur die fünf, S. 246 erwähnten Durchbohrungen für Nase, Augen und Parietalorgan besaß. Bei einigen fehlt allerdings schon der Rückenpanzer. Unter den lebenden Amphibien haben nur noch die zum Teil völlig terrestren Gymnophionen einen Hautpanzer beibehalten. Sonst finden sich Verknöcherungen des Integuments nur als Ausnahmen: *Ceratophrys dorsata*, *Brachycephalus ephippium*.



Fig. 74. *Xenopus muelleri*.  
(Nach Werner.)

F Fühler; S Schleimkanäle in der Haut;  
K Krallen.

Im Zusammenhang mit dem Schwinden der Schuppen steht die außerordentlich reiche Entwicklung der Drüsen. Diese treten entweder als Schleimdrüsen auf, oder als Giftdrüsen, z. B. die Parotiden hinter dem Kopfe der *Salamandra maculosa*.

Von äußeren Anhängen seien ein paar Hautsäume der Larven und mancher Urodelen erwähnt. Die Gymnophionen besitzen am Kopf zwischen Augen und Nase rätselhafte, mit einer Drüse in Verbindung stehende, vorstreckbare fühlerartige Organe, „Tentakel“.

Auch ein Krallenfrosch (*Xenopus muelleri*) besitzt hinter jedem Auge einen Fühler (s. Fig. 74). Er hat aber mit dem drahtigen Bartanhang der Larven, wie er von *Xenopus laevis* (s. Fig. 75) bekannt ist, und der bei der Metamorphose verloren geht, nichts zu tun. Einen fühlerartigen Anhang hinter und unter jedem Auge besitzen auch die Larven der Wassermolche, sie bleiben sogar bei manchen *Spelerpes bilineatus*, *Manculus quadridigitatus* im erwachsenen Zustand erhalten. Ihre Bedeutung ist unklar. Mögen sie als Tastorgane dienen oder das Einsinken des Kopfes in den Schlamm verhindern sollen, gewöhnlich werden sie als „Balancierorgane“ zusammengefaßt. Bei einem Frosch aus Gabun (*Trichobatrachus robustus*) finden sich eigentümliche haarartige Hautanhänge, deren Bedeutung unklar ist.

Die oberste Schicht der Epidermis verhärtet, so daß es, wenn auch selten, zu krallenartigen Gebilden kommen kann (*Onychodactylus*, *Xenopus*, *Hymenochirus*). Die Hornschicht wird wie bei den Reptilien periodisch als Ganzes abgeworfen. In frühester Jugend besitzen die Larven ein Flimmerepithel.

Wie bei einigen Reptilien können auch bei einzelnen Amphibien Farb-



zellen in der Haut im Korium auftreten, die einen Farbwechsel hervorrufen können (vgl. darüber S. 207).

Der Reichtum der Haut an Blutgefäßen und die dadurch ermöglichte Hautatmung wurden schon erwähnt (vgl. S. 190).

Außer Luft nehmen die Lurche auch Wasser durch die Haut auf, und zwar nur auf diesem Wege. T o w n s o n, der dies als erster beobachtete,

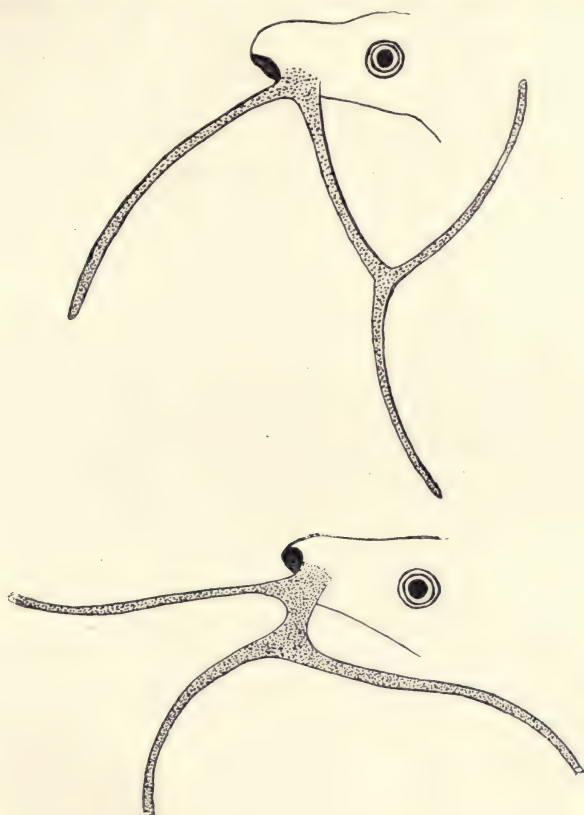


Fig. 75. Bartfäden des Frosches *Xenopus laevis*. (Nach Bles aus Wiedersheim.)

weist es durch ein sinnreiches Experiment nach. Er umwickelte einen ausgedörrten Laubfrosch mit einem nassen Tuche und stellte fest, daß das so behandelte Tier in einer Stunde schon 67 g zunahm. Auf die anderen Experimente dieses Forschers einzugehen, die alle das gleiche beweisen, fehlt hier indes der Platz.

## 10. Fortpflanzungsorgane und Begattung.

Vom Urogenitalsystem sei nur hervorgehoben, daß äußere Begattungsorgane fehlen. Bei den Kröten sitzt den Ovarien und Hoden ein eigentüm-

liches, durch gelbliche Färbung ausgezeichnetes Gebilde auf. Da auch im männlichen Geschlecht die Elemente dieses „Bidderschen“ Organes Ähnlichkeit mit Jugendzuständen von Eiern haben, ward es auf Zwitterbildung bezogen und als rückgebildetes Ovar angesehen.

Bei den Froschlurchen steigt das Männchen auf den Rücken des Weibchens, umfaßt es mit seinen Vorderfüßen, preßt durch den Druck die Eier heraus und übergießt sie mit seinem Samen. Da nun bei der Mehrzahl die Begattung im Wasser stattfindet, so haben die Männchen der meisten Froschlurche zum besseren Festhalten der durch die Feuchtigkeit besonders schlüpfrigen Weibchen rauhe Daumenschwielen erworben. Diese fehlen, wo, wie bei den Laubfröschen oder den Geburtshelferkröten, die Begattung auf dem Lande stattfindet (vgl. unten Brutpflege S. 221). Durch ein interessantes Experiment gelang es K a m m e r e r, bei den letzteren diesen Instinkt zu verändern, so daß er Geburtshelferkröten erhielt, die im Wasser kopulierten. Die so abgeänderten Männchen von *Alytes* bekamen nun auch rauhe Bruntschwielen und lieferten dadurch den Beweis, daß diese eine Wasseranpassung darstellen.

Bei den Schwanzlurchen läßt sich trotz großer Verschiedenheit als gemeinsam feststellen, daß von den Männchen Samenpakete abgelegt werden, über welche die Weibchen hinkriechen, um sie mit der Kloake in sich aufzunehmen. So ist es möglich, daß unter ungünstigen äußeren Verhältnissen die Jungen ihre ganze Entwicklung im Mutterleibe durchmachen (vgl. S. 215). Bei *Salamandra atra* und *maculosa* können die so aufgenommenen Spermatozoen 1—2 Jahre lang im weiblichen Körper lebendig und zu verschiedenen Befruchtungsakten fähig bleiben.

Bei den Gymnophionen schließlich kann die Kloake hervorgestülpt werden und so als Begattungsorgan dienen, so daß eine Art innere Begattung stattfindet.

## 11. Eier.

Nach der Befruchtung werden die Eier im Eileiter mit einer gallertartigen Masse umhüllt, welche im Wasser ungemein anschwillt und so die gewaltigen Gallertmassen bildet, die wir im Frühjahr in allen Teichen und Gräben finden. Diese Gallertmasse hat nach den Untersuchungen B e r n a r d s und B r a t u s c h e k s für die Eier große Bedeutung.

Einmal bildet sie einen wirksamen Schutz gegen Eintrocknen, Verletzungen und das Gefressenwerden. Kein Vogel, mit Ausnahme der breit-schnäbeligen Ente, kann Froschlaich fressen. Fische, Schnecken und Flohkrebse können sich nicht daran vergreifen. Dann sind die Gallerthüllen für die Atmung von Bedeutung. Durch ihr Aufquellen halten sie die einzelnen Eier weit voneinander, so daß für jedes genügend Sauerstoffzufuhr Platz hat. Ferner locken die im Sonnenlicht leuchtenden hellen Punkte



der Gallertkugeln die Schwärmsporen kleiner Algen zur Ansiedlung, so daß ältere Laichmassen grün überzogen erscheinen. Dadurch werden aber den Eiern wieder mehr Sauerstoffmengen zugeführt. Schließlich wirken die Gallerthüllen auch wie Sammellinsen, die unter sich eine höhere Temperatur erzeugen; sie wirken also wie ein kleines Treibhaus.

Selbst bei der Ernährung der jungen Larven mag die Gallerte noch bedeutungsvoll sein, da sie von ihnen beim Durchbrechen zum Teil aufgezehrt wird.

## 12. Larven.

Die ausgeschlüpften Tiere unterscheiden sich erheblich von den alten, indem sie noch intensivere Wasseranpassung zeigen. Ihr Körper ist wie bei den Fischen spindelförmig und sie schwimmen vermittels ihres langen Ruderschwanzes, dessen Muskulatur dieselbe zickzackförmige Anordnung der Muskelbündel zeigt. Wie Fische atmen sie durch Kiemen (vgl. S. 186 ff.), und haben einen ähnlichen Blutkreislauf (vgl. S. 189). Wie jene besitzen sie Seitenorgane (vgl. S. 192). Pflanzenfressende Larven, wie die der Frösche, haben zur Zerkleinerung dieser harten Nahrung einen besonderen Hornschnabel (s. Fig. 76) und ein relativ längeres Darmrohr als die stets fleischfressenden erwachsenen Tiere. Alle diese „Larvenorgane“ gehen bei der Verwandlung verloren. Dafür erscheinen die anfangs noch fehlenden Extremitäten, und zwar treten bei den Fröschen die Hinterbeine, bei den Lurchen die Vorderbeine zuerst auf. Es ist bei der Verwandlung von Interesse, daß die Larven der Froschlurche nach Loos' Untersuchung während der Verwandlung keine Nahrung zu sich nehmen, sondern von ihrem Schwanz leben, der resorbiert wird. Dies macht es auch verständlich, daß, wie wir später sehen werden (vgl. S. 219), gewisse nicht freilebende Kaulquappen mit Hilfe des Schwanzes vom Elterntier ernährt werden.

Gewöhnlich erfolgt die Verwandlung im Herbst desselben Jahres.

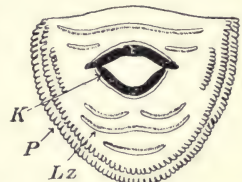


Fig. 76. Mund der Larve von *Rana esculenta*. (Nach Werner.)

*K* Hornkiefer; *Lz* Lippenzähne; *P* Papillen des Mundfeldrandes.

## 13. Neotenie, Geschlechtsreife, Alter.

Gelegentlich kann aber infolge besonderer Umstände bei solchen Tieren, die sich normalerweise verwandeln, die Umwandlung unterbleiben. Die Ursache davon ist trotz aller Erklärungsversuche noch sehr dunkel. Denn wenn auch in tiefen Gewässern mit steilen, schwer ersteigbaren Rändern die Verwandlung länger als gewöhnlich ausbleiben mag, so kann darin doch nicht die einzige Ursache liegen; denn man kann häufig in denselben Ge-

wässern neben verwandelten Lurchen unverwandelte Larven finden. Es mag auch die Nahrung dabei mitsprechen. So konnte A. Brunk die Larven des Feßlers selbst unter günstigen äußeren Verwandlungsbedingungen  $2\frac{1}{2}$  Jahre im Quappenzustande halten, indem er ihnen Algennahrung bot, die zwar hinreicht, ihr Leben weiter zu fristen, die ihnen aber nicht gestattet, den Stoffaufwand, der mit der Verwandlung verknüpft ist, auszugleichen (nach Brehm), und neuerdings ist T o r n i e r zu einem ähnlichen Resultat gekommen.

Es kann sich die Verwandlung entweder bis zum nächsten Jahre verzögern oder sie unterbleibt überhaupt (Neotenie). Die Tiere wachsen zu Riesenlarven heran; bei Urodelen können sie in diesem Zustand geschlechtsreif werden. Solche neotenischen Larven finden sich gelegentlich auch bei europäischen Lurchen, und L. Camera no hat sie bei 15 Arten von ihnen beobachtet.

Hierbei mag erwähnt werden, daß bei einem Frosch, *Pseudoparadoxa*, die Larven normalerweise größer sind, als die verwandelten Tiere.

Am bekanntesten sind ja die neotenischen Larven der bei unseren Aquarienliebhabern geschätzten Axolotl. Von diesen mexikanischen Axolotln gibt es zwei Rassen, solche, die sich fast stets verwandeln und als geschlechtsreife Tiere Molchformen besitzen und solche, die die Verwandlungsfähigkeit fast vollständig eingebüßt haben und als Larven geschlechtsreif werden.

Sie mögen uns zu den Lurchen überführen, bei denen überhaupt keine Verwandlung mehr statthat. Die Entwicklungsstufe, auf der sie stehen bleiben, ist nicht immer die gleiche. Der japanische Riesensalamander (*Megalobatrachus maximus*) gleicht äußerlich sehr den Landsalamandern. Er hat kein äußeres Kiemenloch mehr, doch besitzt er noch zwei Kiemenbogen. Er verläßt nie das Wasser. Sein amerikanischer Verwandter, *Cryptobranchus alleghaniensis*, hat noch vier Kiemenbogen und mindestens linksseitig ein stets offenes Kiemenloch. *Amphiuma* hat bei vier Kiemenbogen auch im erwachsenen Zustande jederseits ein Kiemenloch. Das Tier kann, wenn es dazu gezwungen wird, sogar noch einige Tage am Lande aushalten. Es zeichnet sich durch langgestreckten, niederen, aalartigen Körper mit nur sehr schwachen Extremitäten aus. Diesem Aussehen dankt es seinen deutschen Namen Aalmolch.

Durch diesen Körper gleicht er schon ganz den Olmen, die aber noch einen Schritt weiter in der Verwandlung zurückbleiben, indem sie ihr ganzes Leben lang äußere Kiemen besitzen, die bei den Aalmolchen wohl infolge ihrer Brutpflege und der Gewohnheit, Höhlen zu graben (vgl. S. 216), verloren gingen.

Bekannte Vertreter dieser Proteiden sind der Olm, *Proteus anguineus*, der Krainer Höhlen, dann *Necturus* und der erst 1894 entdeckte Bewohner



unterirdischer Gewässer Nordamerikas, *Typhlomolge rathbuni*. Bei den Armmolchen, *Pseudobranchius* und *Siren lacertina*, die ebenfalls in Nordamerika beheimatet sind, kommen schließlich selbst die Hinterbeine nicht mehr zur Entwicklung. Dies ist wohl die tiefste Stufe der Larvenform, auf der ein Lurch verharret. Aber Beobachtungen D. C. Cope's, die Brehm mitteilt, zeigen, daß auch diese Tiere gelegentlich zur Lungenatmung übergehen können.

Dieses Verharren auf dem Larvenstadium wurde von den Forschern, welche die Amphibien von den Fischen ableiteten, zum Beweise für ihre Ansicht benutzt. Man sah eben in den geschlechtsreifen Larven Übergangsglieder vom Fisch zur Landform der Amphibien.

Hiergegen aber haben sich schon Cope und die Vettern Sarasin gewandt. Letztere sagen ausdrücklich von den Perennibranchiaten: „Ihre Kiemenspalten, äußeren Kiemen, Seitenorgane und ihr Ruderschwanz sind, wie uns scheinen will, bloß Larvenorgane von palingenetischem Werte. Reale Übergangsformen zwischen Ganoiden und Amphibien müßten, außer dem Besitze von mit Kiemenblättchen besetzten Kiemenbögen und äußeren Kiemen, noch in den Schädelmerkmalen die Mitte zwischen den beiden genannten Gruppen gehalten, in ihrer Haut zyклоide Schuppen eingeschlossen und Extremitäten von anderem Bau besessen haben, als es den landbewohnenden Vertebraten zukommt. Von lebenden Formen, welche einem solchen Übergang eventuell nahestehen müßten, können nur die Dipnöer in Betracht kommen.“

Neuerdings hat sich Versluys, Boas folgend, ebenfalls gegen diese Ansicht gewandt. Mit Recht führt er aus, daß die Perennibranchiaten wohl weitergehende Anpassungen an das Wasserleben erworben hatten, als sonst die sehr fischähnlich gestalteten Amphibienlarven, z. B. Reduktion der Zehenzahl, zum Teil bis auf zwei, Verlust des Jacobson'schen Organes bei *Necturus* und *Proteus* usw. Diese weitergehende Fischähnlichkeit erkläre sich daraus, daß sie sich nicht mehr zu verwandeln brauchten wie die anderen Amphibienlarven und so eine weitgehendere Wasseranpassung erwerben konnten. Als äußeren Ausdruck dafür finden wir z. B. den langgestreckten Leib, der relativ länger ist als der anderer Amphibienlarven. Aber alle diese Eigenschaften seien nicht von Fischen, sondern nur von Landsalamandern ableitbar. Dies wird besonders am Blutkreislauf nachgewiesen. Der Salamanderzustand, wo der vierte Arterienbogen vom Herzen durch den vierten Aortenbogen und die Lungenarterien (die Abschnitte 4 und p in Fig. 67, S. 188) das sauerstoffarme Blut zur Lunge hin- und durch den Abschnitt 4<sup>1</sup> von ihr fortführe, schließe direkt an Lungenfische an. Bei den Larven dagegen strömt das Blut auf dem Wege 3 a, 3 b, 4<sup>1</sup>, p zur Lunge, diese mit arteriellem Blut füllend. Es herrscht also in Abschnitt 4<sup>1</sup> beide Male gerade die umgekehrte Stromrichtung des Blutes. Bei den Perenni-

branchiaten herrschen dieselben Zustände wie bei den Amphibienlarven; ja es kann sogar der bei diesen schwache Anfangsabschnitt des vierten Arterienbogens (4 in Fig. 67) bei jenen ganz schwinden, worin schon eine Unmöglichkeit weiterer Verwandlung zum Lurche liegt. „Die Kreislaufzustände der Kiemenlurche entfernen sich weiter vom ursprünglichen Zustande des Lungenfisches (*Ceratodus*), als dies beim typischen Zustande der erwachsenen Salamandrinen der Fall ist.“ Es können also die Zustände der Kiemenlurche nur von Salamandrinenlarven abgeleitet werden. Und der Verlust der Verwandlungsfähigkeit ist verschiedene Male selbständig erworben worden. So leiten *Versluis* und *E. F. Emerson* Typhlomolge, der sich *Spelerpes ruber* in manchen Beziehungen anschließt, von *Plethodontidae* ab, und *Cryptobranchus* und *Menopoma* von den *Amblystomatiden* (speziell Verwandten von *Raniceps* und *Hynobius*). Von letzteren habe sich aber *Amphiuma* unabhängig entwickelt, so daß die Zusammenfassung der drei letzteren als *Derotremen* unzulässig sei, vielmehr seien die gemeinsamen Charaktere Konvergenzerscheinungen.

Die Geschlechtsreife tritt in sehr verschiedenem Alter bei den Lurchen ein und steht ebenso wie die Lebensdauer in einem gewissen Verhältnis zur Größe. Die kleinen Molche, wie unser Teichmolch, scheinen schon im folgenden Jahre nach der Verwandlung, also etwa mit einem Jahre, fortpflanzungsfähig zu sein. Frösche sind nach *Brehm* erst im 4. oder 5. Jahre geschlechtsreif, sollen aber bis zum 10. und 12. Jahre, Riesensalamander gar bis zum 30. Jahre fortwachsen. Nach *Brehm* ist ein Laubfrosch in der Gefangenschaft 22 Jahre gepflegt worden, ein Feuersalamander 18 Jahre.

#### 14. Lebensfähigkeit und Regeneration.

Ungemein ist die Lebensfähigkeit dieser Tiere. Von vielen Beispielen sei hier nur eins angeführt, das *Brehm* nach *Erber* berichtet. Diesem Beobachter wurde ein Wassermolch von einer Ringelnatter gefressen. Der Räuber entwischte und spie wohl in der Aufregung seine Beute wieder aus. Einen Monat später wurde der ganz eingeschrumpfte und fast leblose Molch, dem ein Vorderbein fehlte, unter einer Kiste gefunden. Im Wasser erholte er sich schnell wieder und hatte nach vier Monaten das Bein wieder ergänzt. Im Spätherbste froh das Wasser in dem Gefäß mit dem Molche ein, so daß das Eis das Glas sprengte. Nun sollte er aufgetaut werden und es wurde das Eis in einem anderen Gefäß auf eine heiße Herdplatte gestellt und hier vergessen. Als man wieder daran dachte, fand man das schon tot geglaubte Tier lebend in dem heißen Brühbad. „Er blieb nach diesen Erlebnissen noch ein ganzes Jahr munter,“ schließt *Erber* seinen Bericht.

In dieser Erzählung kommt eine Tatsache vor, die wir noch kurz verzeichnen müssen, nämlich die Fähigkeit, verloren gegangene Teile zu er-



gänzen. Diese bei den niederen Tieren so verbreitete Eigenschaft ist den beiden höchsten Wirbeltierklassen ganz verloren gegangen und nur noch bei einigen Reptilien in schwachem Maße vorhanden, indem hier verloren gegangene Schwänze ersetzt werden können.

Viel weiter geht die Regenerationsfähigkeit bei den Amphibien. Aber auch hier steht sie nach K a m m e r e r s Erfahrungen im umgekehrten Verhältnis zur Entwicklungshöhe. Während Wassermolche Schwanz, Gliedmaßen, Unterkiefer und Augenlinse regenerieren können, finden bei den ungeschwänzten Amphibien im erwachsenen Zustand keine Regenerationen mehr statt, dagegen bei Jungen und Larven. Aber auch hier gilt wieder der Satz, daß die Regenerationsfähigkeit geringer ist, je höher die Tiere stehen.

Weiter auf dieses interessante Kapitel einzugehen, verbietet der Platz. Es sei dafür auf die interessanten Arbeiten von K a m m e r e r, S p e m a n n, T o r n i e r, F r i t s c h u. a. verwiesen.

---

## II. Anpassungen der Amphibien an ihren Wohnort.

---

Die Amphibien sind, wie schon erwähnt, vorwiegend Wassertiere, und selbst, wo sie Landbewohner geworden sind oder gar auf Bäumen leben, sind sie doch immer an Feuchtigkeit, wie Moräste oder die feuchte Luft des tropischen Urwaldes, gebunden. Wüstenbewohner finden wir gar nicht unter ihnen. Daher kommt es auch, daß besondere Anpassungen nicht so zahlreich und mannigfaltig sind als bei den übrigen Landwirbeltieren.

### 1. Klima.

**Winterschlaf.** Wie bei den Reptilien finden wir auch bei den Amphibien einen Winter- bzw. Trockenzeitsschlaf. Die Tiere verkriechen sich im Schlamm oder suchen sonst geeignete Örtlichkeiten auf. Solche, wie z. B. Höhlen, werden auch von einer ganzen Anzahl Individuen aufgesucht und es findet dann eine Ansammlung großer Massen statt, wie sie von unseren Feuersalamandern her bekannt ist. Von einem australischen Frosch wird berichtet, daß er sich während der Trockenzeit aus Lehm eine Art feuchthaltendes, kugelförmiges Nest für den Trockenzeitsschlaf verfertigt.

### 2. Landanpassungen.

Zeichen der Landanpassungen finden sich wenig. Von Panzerung sind, wie schon S. 194 ausgeführt, nur geringe Reste bei einzelnen zu bemerken. Hornkrallen finden sich nur bei dem Molch *Onychodactylus* an allen Fingern und Zehen, und den Krallenfröschen, *Hymenochirus* und *Xenopus* (Fig. 74, S. 194), an den drei Innenzehen. Ganz eigenartig ist die Zehenbewaffnung bei den Fröschen *Gampsosteonyx* und *Astylosternus*. Bei ihnen durchbrechen die Endphalangen die Haut und bilden scharfe, spitze knöcherne Krallen. Die Schwanzlurche zeigen mit der eben erwähnten Ausnahme überhaupt keine Hautpanzerung. Bei den Froschlurchen zeigt sich bei intensiverem Landleben Neigung zur Verhornung der Haut. Schon unsere Kröten besitzen zahlreiche Hornwärtchen. Bei den



Cystignathen kann dies sogar zu Hautverknöcherungen führen, die mit dem Schädel verwachsen; so hat Hemiphraktus im trockenen Ekuador eine Art Panzerung des Kopfes, indem der Schädel durch Verwachsung der Haut und Überdachung der Schläfen durch Hautknochen zu einer knöchernen Kapsel umgestaltet ist. Brachycephalus hat einen knöchernen Rückenschild, der mit den Dornfortsätzen des 2. bis 7. Rückenwirbels verwachsen ist. Besser ist ein Hautpanzer bei den Blindwühlen entwickelt. Bei ihnen trägt die Haut über den Schläfen stets Verknöcherungen und auch sonst sind Knochenstücke in die Haut eingelagert. Das ist der letzte Rest der mächtigen Bepanzerung der ausgestorbenen Amphibien, der Stegocephalen.

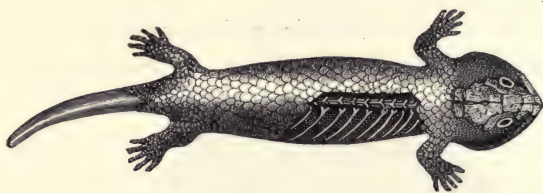


Fig. 77. *Rhenodonta copei* Fritsch. (Restauriert, nach Döderlein.)

Diese hatten ein solides, nur von Augen-, Nasenlöchern und Scheitelloch durchbrochenes Schädeldach. Am Körper war ein vollständiger, auch den Rücken bedeckender Hautpanzer nur selten ausgebildet (s. Fig. 77) (*Ophiderpeton*, *Seeleya* u. a.); stets dagegen war ein wohlentwickelter Bauchpanzer vorhanden.

Eingraben kommt zwar bei einigen vor, scheint aber nur eine Schutzeinrichtung zu sein und wird dort besprochen werden. Von einer Anlage von Wohnhöhlen kann bei Urodelen und Anuren im allgemeinen ebenso wenig die Rede sein, wie von einer unterirdischen Lebensweise. Wenn einzelne von ihnen, wie *Thyphlomolge* und *Proteus*, in unterirdischen Gewässern leben, so sind dazu keine besonderen Anpassungen nötig. Höchstens verkümmern die Augen und die Haut wird, wie beim Olm, farblos, weiß. Hält man solche Olme am Licht, so tritt Pigmentierung der Haut ein.

Nur einzelne Frösche aus der Familie der Engystomatiden (s. Fig. 78) haben eine wirklich grabende Lebensweise angenommen. Bei ihnen ist denn auch das gewöhnliche Grabwerkzeug der Frösche, der hornige Mittelfußhöcker, enorm entwickelt. Der Leib hat Veränderungen durchgemacht, wie wir sie auch sonst bei grabenden Tieren treffen. Die Gliedmaßen stecken, wie beim Maulwurf, bis an die Ellbogen bzw. Knie in dem gleichmäßig runden, sackförmigen Körper, der nach vorn in einen kleinen Kopf mit spitzer Schnauze und enger Mundspalte ausläuft.

Auch die Cöcilien sind zu einer unterirdischen Lebensweise übergegangen, indem sie wie Regenwürmer leben. Dementsprechend haben sie auch die

Gliedmaßen vollständig verloren, ihr Körper ist von vorn bis hinten gleichmäßig wurmförmig ausgebildet und hat mit dem der Doppelschleichen (vgl. S. 306 u. 307) die größte Ähnlichkeit. Die Augen fehlen entweder gänzlich oder sind von Haut bedeckt. Die Nasenlöcher stehen meist seitlich oder an der Spitze, auf jeden Fall unter der Oberfläche des Kopfes. Auch das Fehlen des Schwanzes hängt wohl mit dieser Lebensweise zusammen, da der weiche Amphibienschwanz kaum ein geeignetes Stützorgan beim Graben gegeben hätte.

Einige Cöcilien sind, allerdings wohl sekundär, wieder Wasserbewohner geworden; diese haben seitlich stark komprimierte Körper wie die Wasserschlangen (vgl. S. 325).

Auch einige Stegocephalen scheinen eine grabende Lebensweise geführt zu haben. Dafür spricht der plattenartig verbreiterte Oberarm, dessen

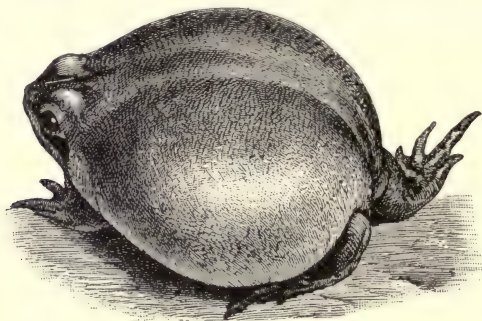


Fig. 78. *Breviceps mossambicus*. (Nach Brehm.)

Gestalt ganz der grabender Säugetiere gleicht. Auch der Beginn eines unbeweglichen Panzers über teilweise verschmolzenen Rückenwirbeln bei *Cacops* scheint ein grabende Lebensweise wahrscheinlich zu machen, die der der ebenso umgebildeten Gürteltiere ähnelte.

### 3. Klettern.

Bekanntlich haben eine Anzahl Frösche, von denen ja der Laubfrosch allgemein bekannt ist, die Fähigkeit zum Klettern erlangt. Zu diesem Zweck haben sie Haftballen an den Zehen erworben, indem das Ende der Finger und Zehen zu Polstern erweitert ist. Doch ist umgekehrt ihr Vorhandensein nicht immer ein Zeichen kletternder Lebensweise. Bei *Chironantes* sind sogar, ähnlich wie beim Chamäleon, zwei Finger den übrigen gegenüberstellbar. Bei *Phyllomedusa* (s. Fig. 79) wird eine Zange dadurch erzielt, daß der Daumen opponierbar ist. Als Folge davon wird, wie dies auch noch bei einigen anderen Zangenkletterer der Fall ist, Zehe II und III rückgebildet.

Nach Schuberg ist die Tätigkeit der Haftballen folgende. Der



Fuß wird ein wenig an der Fläche, an der er haften soll, nach abwärts gezogen. Durch Muskeln wird die Lymphe aus den Haftballen gedrückt, wodurch ein Rückstoß beim Aufspringen ausgeglichen und ein leichteres sofortiges Haften bewirkt werden soll. Das Haften selbst wird durch Adhäsion erklärt, die nach Herstellung einer dünnen Flüssigkeits-



Fig. 79. Hinterfuß von *Phyllomedusa burmeisteri* Boulanger. (Nach Dollo aus Abel.)

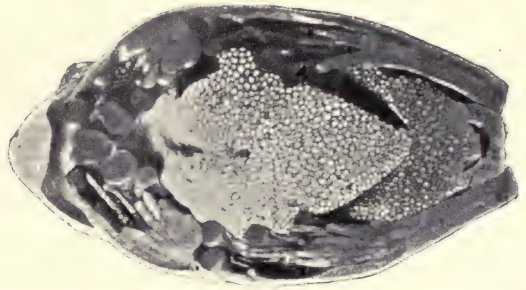


Fig. 80. Ein an eine Glasscheibe angehefteter javanischer Flugfrosch (*Rhacophorus reinwardtii* Boie) von der Bauchseite aus. (Nach Siedlecki.)

schicht bewirkt wird. Übrigens dienen nicht allein die Zehenballen als Haftapparate, vielmehr nach den Siedleckischen Untersuchungen an *Rhacophorus* noch die ganze Bauchhaut, Hautfalten an den Extremitäten, die präanalen Hautlappen und das Kinn (vgl. Abb. der Haftstellung Fig. 80).



Fig. 81. Schwebestellung von *Rhacophorus reinwardtii* Boie. (Nach Siedlecki.)

Daß die Bauchhaut diese Haftfähigkeit besitzt, liegt daran, daß sie bei ihm, wie bei *Hyla* im Gegensatz zu anderen Fröschen, fest mit dem *Musculus obliquus externus* und *Musculus pectoralis* verwachsen ist und daher stark gespannt werden kann.

Es ist nicht wunderbar, daß Tiere, die klettern, auch die von anderen

Klettertieren her bekannten Fallschirmeinrichtungen erworben haben. Dazu werden bei unseren Fröschen schon vorhandene Organe, die Schwimmhäute, benutzt. Muß schon bei unserem Laubfrosch die starke Entwicklung der Schwimmhäute zwischen den Fingern auffallen, so erreicht sie beim Javaflugfrosch vorn und hinten ganz gewaltige Dimensionen. Dazu kommt bei *Rhacophorus dulitensis* Pelegr. noch eine Hautfalte an den Vorderbeinen von der Armwurzel zum Oberarmfortsatz. Während des Abspringens nimmt nun der Frosch eine Schwebestellung ein, die Siedlecki für *Rhacophorus reinwardtii* folgendermaßen schildert: „Die Vorderbeine sind mit dem Ellbogengelenk stark an den Körper gepreßt, die Vorderarme sind seitlich gestellt; deswegen werden die Hautfalten an den Vorderbeinen in der Form einer flachen Membran ausgebreitet. Die Hinterbeine werden so an den Körper geschoben, daß nur der tarsale Teil seitlich von demselben absteht. Der ganze Körper wird sehr stark aufgebläht infolge Ausdehnung der mächtig entwickelten Lungsäcke. Die Finger und Zehen werden weit auseinander gespreizt, deswegen werden die Schwimmhäute in ihrer ganzen Fläche ausgebreitet. In dieser Schwebestellung kann der Körper des Flugfrosches eine sehr große Oberfläche bedecken“ (s. Fig. 81). So kann der Javaflugfrosch nicht nur von bedeutender Höhe herabspringen, sondern er fällt auch weniger steil, als es sonst der Fall wäre. Beim Hochspringen wird die Flugstellung natürlich nicht eingenommen.

Fast alle Baumfrösche sind wegen ihrer großen Schwimmhäute rasche und gute Schwimmer und verstehen es auch, sich geschickt auf der Erde zu bewegen, so daß sie wohl als die gewandtesten aller Amphibien, die überall, im Wasser, in der Luft und auf der Erde zu Hause sind, bezeichnet werden können.

#### 4. Färbung.

Über die Farbe ist dasselbe zu sagen, wie bei den übrigen Landtieren. Es gibt natürlich solche, die von ihrer Umgebung kaum zu unterscheiden sind. Aber auch hier müssen wir fragen: Welches ist die Ursache davon? Denn die Variabilität schon der einheimischen ist bekannt. Sie ist so groß, daß es nicht ganz leicht ist, konstante Merkmale in der Färbung zu finden. Und schon Böttcher, der bei den einheimischen Fröschen die im Prinzip richtige Einteilung in „Braune“ und „Grüne“ vornahm, macht darauf aufmerksam: „daß manche Grüne mitunter ein braunes Röcklein anziehen“. Daneben kommt Albinismus und Melanismus vor. Ich erinnere nur an Klunzingers schwarze Varietät „Reichenbachensis“ unseres Grasfrosches. Und es ist nicht uninteressant, daß in demselben Teiche auch Bachforellen, Regenbogenforellen und Bachsaiblinge zum Melanismus neigen (vgl. auch bei Säugetieren). Es wird also wohl eine äußere Ursache vorliegen. Klunzinger selbst hat darüber nichts in Erfahrung ge-



bracht. Doch mag in diesem Zusammenhang erwähnt werden, daß T o r n i e r gezeigt hat, wie durch die Nahrung Albinismus und Melanismus bei Fröschen hervorgerufen werden kann.

Die auffallende Farbe des ja giftigen Feuersalamanders wurde als Warnfarbe aufgefaßt. Nun zeigten aber K a m m e r e r s schon zitierte Experimente, daß bei Feuersalamandern, die auf gelbem Grund gehalten wurden, die gelbe Farbe, auf schwarzem Grund die schwarze Farbe überhand nahm. Wie ist das mit der Theorie von den Warnfarben zu vereinigen? Danach hätte man doch gerade das Umgekehrte erwarten sollen.

Dieses letzte Beispiel führt uns zur Änderung der Farbe über. Sie kann, wie beim Feuersalamander, eine allmähliche Anpassung vorstellen oder sie kann schnell vor sich gehen, wofür der Laubfrosch ein gutes Beispiel darstellt.

Die Mechanismen sind dabei ähnliche wie beim Chamäleon. Nach G a u p p sind dabei viererlei farbenbedingende Stoffe zu unterscheiden: 1. ein dunkler Farbstoff (Melanin), der schwarz oder braun ist; 2. ein goldgelber Fettfarbstoff (Lipochrom); 3. helle, d. h. graue oder weiße Guaninkörnchen, die „Interferenzkörnchen“; 4. ein roter, wohl Fettfarbstoff. Diese Farbstoffe sitzen in bestimmten Zellen, die in der Lederhaut direkt unter der durchscheinend hellen Epidermis verteilt sind. Je nach der Farbe, die sie enthalten, werden diese Chromatophoren als Melanophoren (schwarz), Xanthophoren (braun, rot, gelb), Leukophoren (weiß) oder Interferenzzellen bezeichnet. Xantholeukophoren enthalten außer dem gelben Farbstoff noch Guaninkristalle. Die Melanophoren sind sternförmig verästelt, liegen unter den Xantholeukophoren, doch so, daß sie diese mit ihren Verzweigungen vollständig umspinnen, und stehen mit dem Nervensystem in Verbindung.

Da nun in ihnen der dunkle Farbstoff beweglich ist, beruht in ihnen hauptsächlich das Vermögen des Farbenwechsels. Ebenso sind in den Xantholeukophoren besonders die Guaninkörnchen, dann aber auch der gelbe Farbstoff unter dem Einfluß des Nervensystems beweglich.

Dazu kommen noch sternförmige Interferenzzellen im Unterhautgewebe, die blaugrau, gelbrot oder silbrig glänzen.

Durch das Zusammenspielen aller dieser Elemente kommen die verschiedenen sichtbaren Farben zustande.

Konstante schwarze Flecken verdanken ihre Färbung dunklerem Pigment in der Epidermis. Ihre Farbe kann durch Melanophoren noch verstärkt werden.

Weißer Zeichnung wird durch Interferenz des Lichtes der Leukophoren bei Fehlen von Melanophoren verursacht.

Gelb entsteht dadurch, daß sich in den Melanophoren die Farbe zusammenballt und das Lipochrom ausbreitet. Zieht sich dieses zusammen, so daß die Guaninkörnchen der Xantholeukophoren frei werden, so er-

scheint durch deren Interferenz Grau, da das zusammengeballte Schwarz nur in weiten Abständen liegt und so nicht zur Wirkung kommt.

Das Zustandekommen des Grün ist optisch noch nicht ganz erklärt, beruht aber natürlich auch auf dem Verhalten der Pigmentzellen, das dabei ganz genau bekannt ist. Der gelbe Farbstoff ist über den Guaninkristallen der Xantholeukophoren ausgebreitet und das Pigment der Melanophoren befindet sich zum Teil in deren Ausläufern. Diese erscheinen dann über den Xantholeukophoren blau. Und es scheint, daß aus dem Zusammenwirken von Gelb und Blau dann Grün resultiert.

Schwarzfärbung entsteht dadurch, daß das Pigment der Melanophoren in die Ausläufer tritt und so die Xantholeukophoren ganz verdeckt.

Nach B i e d e r m a n n s wichtigen Untersuchungen wissen wir, daß die Farbzellen unter dem Einfluß des Nervensystems stehen und daß das Zentrum, von dem aus die nervöse Reizung geschieht, vorwiegend die Thalami optici sind. Einige Zentren scheinen auch im Rückenmark zu liegen. Durch Reizung dieser Zentren läßt sich das Schwarz der Melanophoren zusammenballen und so die Haut heller werden. Auch besteht insofern eine gewisse Abhängigkeit vom Blut, als Mangel an Sauerstoff das schwarze Pigment bis zu einem gewissen Grade ausbreiten läßt, also ein Dunkelwerden des Frosches bewirken kann.

Schließlich sind auch die Pigmentzellen direkt von außen reizbar. Kälte verursacht ein Dunkeln, Wärme ein Aufhellen. Auch chemische, mechanische und elektrische Wirkungen sind festgestellt.

Besonders wichtig ist, daß nach B i e d e r m a n n s Untersuchungen beim Laubfrosch Berührungs- und Tastreize allein für die Färbung maßgebend sind. Auf rauen Flächen wird der Laubfrosch dunkel, auf glatten Flächen grün. Die Übertragung muß durch die Tastreize der Zehenballen und der Bauchhaut geschehen. So erklärt es sich, daß Laubfrösche auf Rinde dunkel, auf Blättern grün sind. Dies ist auch der Fall im Dunkeln oder bei geblendeten Tieren. Damit ist es bewiesen, daß die Farbe des Untergrundes bei der Färbung des Laubfrosches keine Rolle spielt.

---



### III. Lebensäußerungen der Amphibien in Beziehung zu anderen Lebewesen.

---

#### A. Gleicher Art.

##### 1. Fortpflanzung der Amphibien.

**Sekundäre Geschlechtsunterschiede.** Sekundäre Geschlechtsunterschiede sind mannigfach ausgebildet, häufig aber nur während der Brunstzeit sichtbar. Vielfach ist das Männchen erheblich kleiner als das Weibchen; von einheimischen Froschlurchen nenne ich als Beispiele *Bufo viridis*, *Pelobates fuscus*. Oft sind beide verschieden gefärbt, wie beim Ochsenfrosch, wo das Weibchen größer und schöner ist, bei der Knoblauchkröte, beim Teichmolch u. a. Bei *Mantella ebenau* Bttgr. ist der Rücken des Männchens silberblau, der des Weibchens goldgrün. Vielfach verändert sich die Farbe während der Brunstzeit. Beim männlichen Kammolch wird die sonst gelbe Bauchseite orangerot, der Kopf bekommt eine schöne Marmorierung. Beim Weibchen treten ähnliche, wenn auch schwächere Veränderungen ein. Ähnlichen Farbenänderungen unterliegen die meisten Wassermolche. Oft sind die Männchen durch äußere Anhänge vor den Weibchen ausgezeichnet. Am bekanntesten in dieser Beziehung sind ja unsere Wassermolche, bei denen sich diese Anhänge jedoch nur im Hochzeitskleid finden. So verdankt *Molge cristata*, der Kammolch, dem gezackten Rückenamm seinen Namen, den das Männchen während der Brunstzeit trägt (s. Fig. 82). Beim Fadenmolch erhält das Männchen, das sich stets vom Weibchen durch einen fadenartigen Schwanzanhang auszeichnet, eine vollständige Schwimmhaut an den Hinterfüßen und einen breiten Schwanzsaum, das Männchen von *Molge vulgaris* einen Lappensaum an den Zehen. Hierher gehören ferner noch verschiedenartige Anhänge und Fortsätze, so ein hornartiger, nach vorn gerichteter auf der Schwanzwurzel von *Salamandra caucasica* und *luschani*, eine Halswarze bei *Molge pyrrhogastra*, sogar eine Brunstschwiele kommt vor, nämlich bei *Molge waltlii*. Während eine solche bei Schwanzlurchen eine Ausnahme bildet, findet sie sich häufig bei den Froschlurchen. Die Männchen aller Frösche

erhalten in der Paarungszeit Brunstschwielen an den Fingern. S. 196 wurde gezeigt, daß dieses zum Festhalten der Weibchen dienende Organ eine

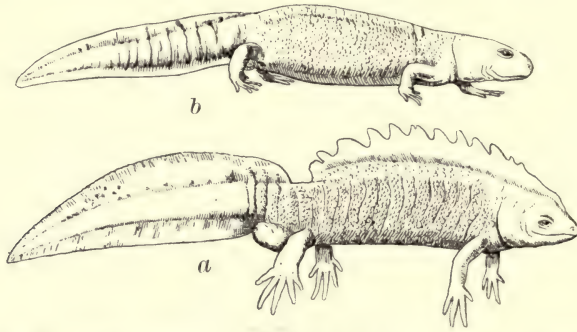


Fig. 82. *Triton cristatus* ♂ (Fig. a) u. ♀ (Fig. b). (Nach Gadow.)

Anpassung an das Wasser darstellt. Bei anderen treten diese Brunstschwielen am Arm und auch auf der Brust auf (*Pelodytes*). *Leptodactylus pentadactylus* besitzt im männlichen Geschlecht einen fingerartigen Seitensproß am Innenfinger, dem er seinen Namen verdankt, weil dadurch die Hand fünffingerig erscheint, und stark verdickte Vorderbeine. Dazu kommt bei



Fig. 83. *Astylosternus robustus* Blyr. (Nach Kükenthal.)  
A von oben; B von der Seite.

*daetylus* besitzt im männlichen Geschlecht einen fingerartigen Seitensproß am Innenfinger, dem er seinen Namen verdankt, weil dadurch die Hand fünffingerig erscheint, und stark verdickte Vorderbeine. Dazu kommt bei



*L. ocellatus* noch ein mächtiger Sporn am Grunde des Innenfingers. Seltener sind die Männchen durch besondere Drüsen ausgezeichnet, wie bei *Mantidactylus*, *Petropedetes*, wo sie am Oberschenkel sitzen. Recht eigenartig sind die haarartigen Anhänge, die das Männchen vor *Astylosternus robustus* während der Brunstzeit bekommt (s. Fig. 83). Nach Kückenthal handelt es sich um Verlängerung von Hauttuberkeln, denen eine Gefühls-



Fig. 84. *Rana esculenta* ♂ zeigt die beiden äußeren Schallblasen. (Nach Hayek.)

funktion zukommt. Auch die Stimme kann verschieden sein. Bei der Geburtshelferkröte hat nur das Männchen eine Stimme. Dasselbe gilt auch für andere, wie z. B. *Callula pulchra*. Bei unserer Unke hat das Männchen die eigenartige Stimme, von der der deutsche Name eine Nachahmung ist, das brünstige Weibchen dagegen ruft in einer anderen Weise, die Brehm „meckern“ nennt. Gewöhnlich ist die Stimme des Männchens lauter als die des Weibchens, und häufig wird bei ihnen noch eine Verstärkung erzielt durch besondere Schallblasen. Das sind Ausstülpungen eines Muskels der Kehlgegend, die beim Quaken mit Luft gefüllt werden. Den Vorgang schildert Heinemann für den Wasserfrosch wie folgt: „Sie schließen die Nasenlöcher, treiben durch den Druck der Bauchpresse die Luft durch die Stimmlade in die Mundhöhle und erweitern diese allmählich durch Herabziehen der Kehle; gleichzeitig treten bei den Männchen die Kehlblasen hervor; hat die Kehle ihren tiefsten Stand erreicht, so öffnen sie auf einen Augenblick die Nasenlöcher, schließen dieselben gleich wieder und inspirieren, worauf der Vorgang sich wiederholt.“

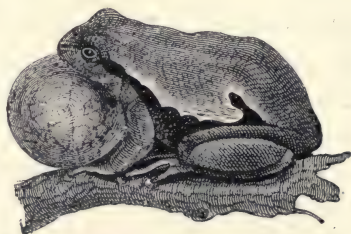


Fig. 85. *Hyla arborea* ♂. Nach Brehm.

Treten, wie in dem geschilderten Fall, die Schallblasen durch besondere

Schlitze (s. Fig. 84 u. Fig. 102, S. 226) beim Quaken nach außen (Wasserfrosch), so nennt man sie äußere, liegen sie, wie bei Unken und Grasfröschen, stets unter der Haut, so spricht man von inneren Schallblasen. Es sind dieselben Gebilde, worin *Rhinoderma darwini* seine Jungen birgt (vgl. S. 218) oder mittels deren sich *Paludicola* (vgl. S. 229) aufbläht. Beim Laubfrosch stoßen beide Schallblasen in der Mitte zusammen und bilden nun eine einzige, die Kehlhaut im aufgeblasenen Zustande mächtig emporwölbende Blase (s. Fig. 86).

**Paarungsspiele und Paarung.** Es ist klar, daß alle diese Geschlechtsunterschiede in Zusammenhang stehen mit dem außergewöhnlich stark entwickelten Geschlechtstrieb. Bei den Froschlurchen kommt es zu keinem Paarungsspiel. Wir wissen, daß bei ihnen in der Brunstzeit jeder Reiz in der Brustgegend sie zum brünstigen Umklammern des reizenden Gegen-

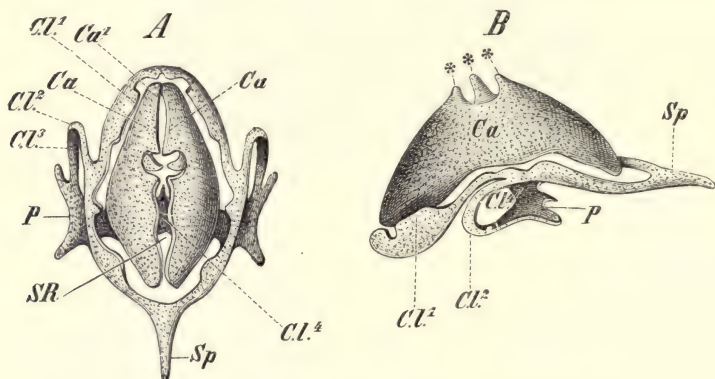


Fig. 86. Knorpeliges Kehlkopfgerüst von *Rana esculenta*. (Nach Wiedersheim.)

standes, und sei es nur ein Stück Holz, veranlassen kann. Der Geschlechtstrieb wirkt dann so stark, daß Frösche, denen man die Köpfe abschnitt, noch stundenlang die Begattung ausübten. Ein eigentlicher Kampf um die Weibchen findet auch kaum statt, wenn auch der Stärkere mal den Schwächeren verdrängt. Selbst bei *Alytes obstetricans*, wo ein solcher von Wiedersheim angegeben wird, handelt es sich auch wohl nur um ein gegenseitiges Verdrängen der übrigens auch sonst mutigen Tiere. Die laute Stimme und das fortwährende Quaken im Frühjahr kann vielleicht als Paarungsspiel gelten. In Verbindung damit steht ein außerordentlich stark entwickelter Kehlkopf (s. Fig. 86).

Hingegen findet bei den Molchen, wohl in Verbindung mit der außerordentlichen Entwicklung des in beiden Geschlechtern sehr differenten Hochzeitskleides, ein lebhaftes Paarungsspiel statt. Beim Kammolch erhebt das paarungslustige Männchen seinen Kamm und bewegt ihn. So tanzt es dicht vor dem Kopf des Weibchens hin und her, als ob es ihm den



Schritt vertreten wollte. Mit dem Schwanz schlägt es währenddessen heftig hin und her und krümmt ihn dabei so stark, daß er die Seiten des Weibchens berührt. Das Männchen setzt dann einen Spermatophor an einem festen Gegenstande ab und das Weibchen nimmt nun, indem es darüber hinkriecht, mittels der Kloake die der Spitze aufsitzende Samenmasse weg.

Während sich bei den Molchen alle diese Vorgänge im Wasser abspielen, findet bei den Landsalamandern die Begattung auf dem Lande statt.

Die genauen Vorgänge bei der Kopulation der Landsalamander sind erst seit dem Jahre 1907 bekannt. Dr. van Leeuwen schildert sie für *Salamandra maculosa* folgendermaßen: „Die Tiere bewegen sich ruhig Mann und Weib im Terrarium nebeneinander, bis mit einem Male das Männchen schnell hinter das Weibchen läuft und versucht, mit seinem Kopfe unter den Bauch des Weibchens zu kommen. Und nach einigen vergeblichen Versuchen gelingt ihm dies. Dann kommt es behende ganz unter das Weibchen und kriecht nach vorn, so daß die Köpfe der Tiere einander berühren. Mit einer staunenswerten Schnelligkeit schlägt das Männchen seine Arme um die des Weibchens hin; es schlägt seine Arme erst nach hinten und dann nach oben und dann plötzlich nach vorn, so daß sie fest um die Arme des Weibchens gebogen sind. In dieser Haltung schleppen sie sich einige Zeit über das Moos hin, bis sie an einer Stelle ruhig bleiben, das Männchen seinen Kopf nach oben gewendet hat und mit der Nase die Unterseite des Kopfes des Weibchens streichelt, während sein Hinterleib schlangenartige Bewegungen macht. Dann sieht man plötzlich ein heftiges Beben durch seinen ganzen Leib gehen, und ein heller Tropfen, ein Spermatophor, wird auf dem Moose abgesetzt . . .

Wenn der Spermatophor abgelegt ist, ändert das Männchen rasch seine Haltung. Es schlägt den Leib etwa  $90^{\circ}$  zur Seite, aber die Arme bleiben fest mit denen des Weibchens verbunden, und die Köpfe berühren einander.

Aber durch diese Bewegung und Entfernung des Hinterleibs kommt das Weibchen gerade mit seiner Kloakenmündung auf die Stelle, wo der Spermatophor abgesetzt ist, und während das Männchen noch mit ihm verbunden ist, nimmt es den Spermatophor in sich auf. Das Männchen geht dann fort, und das Weibchen bleibt noch einige Zeit ruhig und gerade ausgestreckt, wie in süßem Genießen, auf dem Moose liegen.“

Im Wasser quellen die Spermatophore auf und verändern ihre Gestalt. Damit ist zum ersten Male nachgewiesen, daß die Begattung der Feuersalamander auf dem Lande, und zwar ausschließlich in den Monaten Juli bis Oktober stattfindet.

Nach der Paarungszeit trennen sich die Geschlechter wieder und keines kümmert sich um das andere. Nur vom Kammolch berichtet Lataste, daß er häufig auch außerhalb dieser Zeit in Paaren angetroffen werde.

**Brutpflege.** Dementsprechend ist im allgemeinen auch eine Sorge für

die Nachkommenschaft nicht zu beobachten. Die meisten Lurche kümmern sich nach Ablage des Laiches nicht mehr um ihn und die Jungen fallen gelegentlich den eigenen Eltern zur Beute. Selbst bei der Eiablage herrscht geringe Sorgfalt, indem bisweilen schnell austrocknende Pfützen dazu benutzt werden. Andere sind sorgfältiger in der Wahl ihrer Laichplätze oder heften ihre Eier gar an Wasserpflanzen an, wie unsere Kammolche. Diese mögen dann zu den Fällen der bisweilen recht hoch entwickelten Brutpflege überführen.

Eines der interessantesten Kapitel der Amphibien in biologischer Beziehung ist ihre Brutpflege, über die wir drei ausgezeichnete zusammenhängende Arbeiten besitzen, von Werner, Wiedersheim und von Brandes und Schoenichen, auf welche ich bezüglich der Angaben der älteren Literatur verweise. Die zuletzt genannte Arbeit hat für uns den Vorteil, daß sie die Brutpflege vom biologischen Standpunkt aus behandelt.

Wir müssen bei einer biologischen Betrachtung davon ausgehen, daß das Natürliche und Ursprüngliche für die Amphibien ist, daß die Eier im Wasser abgelegt werden und hier ihre Entwicklung durchmachen. Eine Brutpflege tritt nun entweder dann ein, wenn eine normale Eiablage aus Mangel an passenden Laichplätzen nicht angängig ist, oder wenn im Wasser zuviel Feinde drohen. Natürlich sind für uns diese beiden Ursachen nicht immer mit absoluter Sicherheit, sondern häufig nur mit mehr oder weniger großer Wahrscheinlichkeit festzustellen.

Nehmen wir den ersten Fall, so kann einmal wegen zu großer Trockenheit der bewohnten Gebiete Wasser zum Laichen überhaupt mangeln, oder das Wasser kann ungeeignet sein, indem die Umgebung des Tieres nur reißende Gebirgsbäche enthält, oder sintflutartige Überschwemmungen infolge tagtäglich niedergehender Wolkenbrüche, wie in einigen subtropischen Gegenden, kein ruhiges Gewässer entstehen lassen, oder die sich bildenden Pfützen trocknen nach kurzer Zeit wieder aus, wie in einigen Gebirgsgegenden Westbrasiens.

In den letzteren Fällen ist wohl die einfachste Hilfe die bei *Engystoma ovale* aus Paraguay beobachtete, bei dem die Weibchen besonders günstige Plätze zur Eiablage aussuchen, Vertiefungen unter den Bäumen, die lange feucht bleiben usw., und die Jungen vermögen lange in einer ganz geringen Wassermasse zu leben.

Eine andere Hilfe besteht in stark abgekürzter Entwicklung. So schlüpfen bei *Phryniscus nigricans* und *Paludicola fusco-maculata* aus Paraguay die Larven bereits 24 Stunden nach Beginn der Furchung aus. Selbst die Entwicklung des Laichs unserer Laubfrösche soll eine gleich schnelle Entwicklung durchmachen können, wenn er sich in austrocknenden Pfützen befindet.

Wird die Entwicklung noch weiter beschleunigt, so findet sie innerhalb



des Leibes der Mutter statt. Dann werden die Tiere lebendig gebärend. Bei unserem Feuersalamander, dessen runder Schwanz schon seine terrestrische Lebensweise anzeigt, machen die Eier die Entwicklung bis zum Larvenstadium im Leibe der Mutter durch; sie werden dann ins Wasser abgesetzt. Und sie sprengen entweder sofort nach Verlassen des Mutterleibes oder schon vorher die Eihülle, um nun in Waldbächen ein mehrmonatiges Wasserleben zu führen. Der nächste Verwandte des Feuersalamanders ist der ausschließlich im Gebirge lebende Alpensalamander, der für das Aufwachsen der Larven geeignete, langsam fließende Gewässer nur recht selten finden würde. Deswegen machen seine Larven ihre volle Entwicklung im Mutterleibe durch und erblicken erst als fertige junge Salamander das Licht der Welt.

Entsprechend der längeren Zeit, welche die Jungen von den Alten ernährt werden, ist ihre Zahl beim jungen Alpensalamander nur auf zwei beschränkt, während der Feuersalamander etwa fünfzig Larven zur Welt bringt. Der Bestand der Art wird durch die geringe Produktion der Jungen beim Alpensalamander nicht geschädigt, entgehen die Jungen doch allen Gefahren, die ihnen als Larven drohen würden. Interessant und wichtig ist aber, daß die Zahl der Eier, die ursprünglich angelegt werden, viel größer ist. Es kommen aber, eben als Anpassung, nur zwei zur Entwicklung, die übrigen zerfließen zu einem Dotterbrei, der als Nahrung für die zwei Larven dient. Interessanterweise konnte K a m m e r e r durch geeignete Experimente die Tiere zu einer Umkehrung der natürlichen Instinkte bringen. Er brachte Alpensalamander in sehr feuchter Umgebung dazu, ihre Larven ins Wasser abzusetzen, während Feuersalamander, in sehr trockener Umgebung gehalten, immer fortgeschrittenere Stadien und schließlich fertige junge Salamander gebaren. Es nahm dabei die Zahl der Jungen beim Alpensalamander zu, beim Feuersalamander ab. Hierdurch ist der Beweis erbracht, daß geringe Zahl von Nachkommen und deren späte Geburt eine Anpassung an das Landleben bedeutet. Es geht aber überhaupt geringe Zahl der Jungen und lange Pflege für sie einerseits und große Zahl und keine Pflege andererseits Hand in Hand. Und bei den meisten hier zu besprechenden Fällen von Brutpflege ist die Zahl der Jungen gering.

Aus einem ähnlichen Grunde wie der Alpensalamander ist wohl auch die zu den Blindwühlen gehörige *Dermophis thomensis* aus Westafrika lebendig gebärend geworden, die bis zu 900 m hoch im Gebirge steigt.

In diesen Fällen handelt es sich eigentlich weniger um eine Brutpflege, als um eine Anpassung an das Landleben. Und es ist interessant, hierin einen prinzipiellen Gegensatz zwischen Reptilien und Amphibien feststellen zu können. Beide können unter ungünstigen Lebensverhältnissen lebendig gebärend werden, aber bei den Reptilien als Landtieren wirkt das Wasser, bei den Amphibien als Wassertieren das Land in dieser Richtung. Übrigens

können auch die Perennibranchiaten, die also das Wasser nie verlassen, unter ungünstigen Verhältnissen vivipar werden, wie dies z. B. einige Male für den Olm konstatiert wurde.

Eine echte Brutpflege finden wir bei einer anderen Cöcilie, nämlich bei *Ichthyophis glutinosa* aus Ceylon (s. Fig. 87). Dieses Tier ist vollkommenes Landtier. Nach der Beobachtung der Vettern Sarasin scheut es das Wasser, ja es ertrinkt sogar darin, wenn es hineingerät. Es kann also seine Eier nicht ins Wasser absetzen. Als Ersatz dafür legt es seine Eier in einer feuchten Erdhöhlung ab, welche nahe der Oberfläche und in der Nähe eines Gewässers liegt. Wie bei anderen Amphibien bilden die Eier einen festen Klumpen, indem sie durch Dotterschnüre zusammengehalten werden. Dieser Klumpen wird vom Muttertier umschlungen und durch das Hautsekret gleichmäßig feucht erhalten und, wie es scheint, auch ernährt, da die schließlich aus-

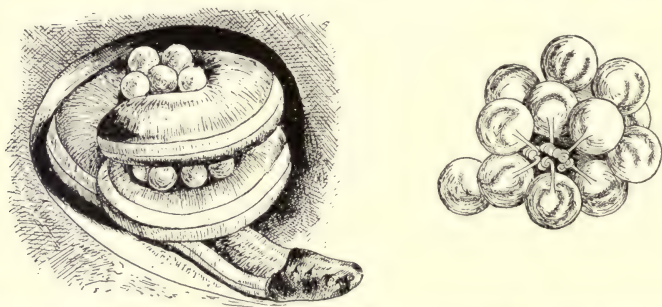


Fig. 87. *Ichthyophis glutinosa* brütend; daneben Eier mit Eischnüren. (Nach Wiedersheim.)

schlüpfende Larve viermal schwerer ist als das ursprüngliche Ei. Die Larven gehen dann in den nächsten Bach, wo sie ihre weitere Entwicklung durchmachen.

Etwas Ähnliches ist bei *Amphiuma*, dem Aalmolch Nordamerikas, beobachtet. Nach P. Hays Mitteilung schlingt sich das Weibchen schraubenförmig um die Eier. Da diese Tiere aber im Wasser leben und ihre Eier am Lande in Erdhöhlen ablegen, handelt es sich wohl um eine Schutzanpassung, die eigentlich später zu besprechen wäre.

Viel weiter geht die Sorge für die Jungen bei *Dendrobates*, Baumfröschen des tropischen Amerika und Afrika. Bei den amerikanischen Arten, speziell *Dendrobates trivittatus* und *braceatus*, ist es beobachtet worden, bei anderen wahrscheinlich, daß diese Tiere vermutlich wie bei *Prostherapis trinitatis*, sich in austrocknende Pfützen setzen. Dort steigen ihnen die Quappen auf den Rücken, wo sie sich mit dem Munde festsaugen (s. Fig. 88). Auf diese Weise mit 12—18 Jungen belastet, suchen die Alten nun einen neuen wasserreichen Tümpel auf.

Ein Frosch der Seyschellen, *Arthroleptis seychellensis*, nimmt eben-



falls seine Jungen auf den Rücken. Doch scheinen hier andere Ursachen vorzuliegen. Soweit man sich aus den wenigen, von *Brauer* beobachteten Tatsachen ein Bild der Vorgänge machen kann, scheinen sie wie folgt zu verlaufen. Der Frosch setzt seine Eier zwischen feuchten Blättern ab und hält sie außerdem noch durch seinen Körper feucht, bis die Larven auschlüpfen. Diese steigen den Alten auf den Rücken, wo sie sich mit dem Bauche festhalten und, wie es scheint, durch die Haut von seiten der Alten ernährt werden, wofür auch besonders die mangelnde Kieferbewaffnung der Larven spricht. In dieser Weise scheinen sie ihre volle Verwandlung durchzumachen, ohne den Rücken der Alten zu verlassen, Welches Geschlecht



Fig. 88. *Dendrobates* sp. mit Quappen auf dem Rücken. (Nach Wyman aus Brandes und Schönicke.)

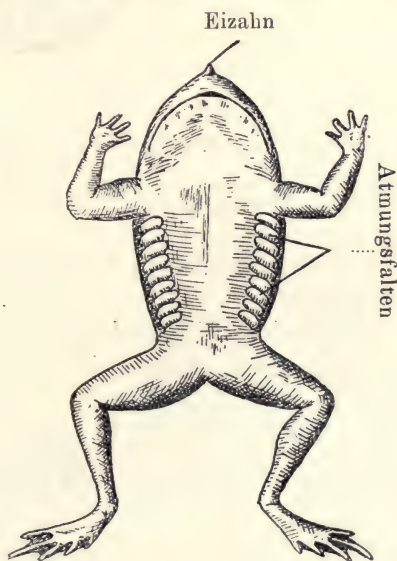


Fig. 89. *Rana opisthodon* nach dem Aushüpfen von der Bauchseite. (Nach Wiedersheim.)

die Pflege übernahm, konnte nicht festgestellt werden. Die Eigenart der Brutpflege scheint hier mit dem Mangel an stillen Gewässern zusammenzuhängen. Sie kann sich nach zwei Richtungen weiter entwickeln. Bei der einen machen die Jungen ihre Entwicklung unvollständig im Ei außerhalb des Körpers durch oder es werden schon die Eier von den Eltern auf den Rücken genommen.

Die erste der beiden Arten findet sich beim Antillenfrosche (*Xylodes martinicensis*) und *Rana opisthodon* von den Salomonsinseln. *Xylodes martinicensis* legt seine von einer baumwollartigen Hülle umschlossenen Eier auf einem Blatte ab. Aus ihnen kommen nach wenigen Tagen die fertig entwickelten Frösche. Die Larven bewegen sich sehr lebhaft und atmen vermittels ihres reich vaskularisierten Schwanzes.

*Rana opisthodon* legt seine Eipakete, die von einer gallertigen Hülle

umgeben sind, nicht auf Blättern, sondern auf feuchtem Boden ab. In ihnen machen die Jungen ihre ganze Entwicklung durch. Ihre Atemorgane sind während dieser Zeit Falten der Bauchhaut (s. Fig. 89). Zum Durchbrechen der Hülle haben sie eine Art Eizahn. Ein anderer Bewohner der Salomons-

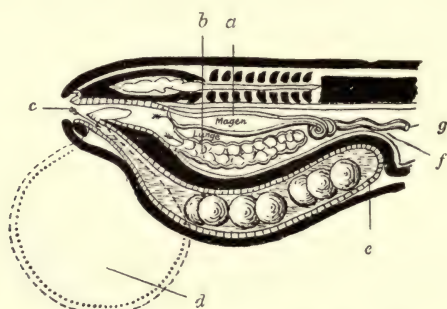


Fig. 90. *Rhinoderma darwini*. Schematischer Längsschnitt durch den vorderen Rumpfabschnitt. (Nach Wiedersheim.)

*a* Magen; *b* Lungen; *c* Zugang zum Kehlsack; *d* Kehlsack, wie er beim Schreiakt ausgedehnt zu denken ist; *e* zum Brutsack umgewandelte Kehlsack mit Eiern; *f* Körperhöhle; *g* Darmkanal.

inseln, *Cornufer salomoni*, scheint einen ähnlichen Entwicklungsgang durchzumachen.

Es muß bei diesen Tieren also dem Ei genug Dottermaterial mitgegeben sein, um die ganze Ernährung bis zum Ausschlüpfen bestreiten zu können.



Fig. 91. *Nototrema pygmaeum* ♀ mit gefüllter Brusttasche. (Nach Brandes u. Schönichen.)

Ähnliches ist wohl auch bei *Rhinoderma darwini* der Fall, dessen Kaulquappen einen noch voll mit Dotter gefüllten Darm zeigten.

Bei diesem chilenischen Frosch kommt wohl die eigenartigste Brutpflege vor, die von einem Amphibium bekannt ist (s. Fig. 90). Sie wird vom Männchen ausgeübt. Diese nehmen die Eier auf und befördern sie durch Schluckbewegungen



in den Kehlsack, der dem gleichen Organ unserer Laubfrösche entspricht. Hier machen die Jungen ihre volle Entwicklung durch und verlassen den Kehlsack als kleine Fröschen wohl wieder durch den Mund des Vaters. Sie werden hier ernährt, indem ihnen mit Hilfe des Ruderschwanzes durch die Rückenwand des Brutsackes Nahrungssäfte des Vaters zugeführt werden (O. Burger). Durch ihr Wachstum schwillt dabei der Brutsack derartig an, daß er auf die Eingeweide des Vaters drückt; diese schrumpfen, so daß eine Nahrungsaufnahme unterbleiben muß.

Unzweifelhaft hängt diese Brutpflege mit den eigenartigen Wasserverhältnissen zusammen, indem es der humöse Boden trotz außerordentlich



Fig. 92. Larve von *Nototrema oviferum* mit umgewandelten Kiemen (H).  
(Nach Brandes und Schönichen.)



Fig. 93. *Pipa dorsigera* mit Jungen.  
(Nach Wiedersheim.)

starker Niederschläge doch nicht zur Ansammlung stehender Gewässer in größerer Zahl kommen läßt.

Im Gegensatz dazu nehmen die Beutelfrösche (s. Fig. 91) schon die Eier auf den Rücken, und zwar treiben bei ihnen die Weibchen Brutpflege. Diese Tiere haben ihren Namen daher, daß sie auf dem Rücken eine taschenartige Hautduplikatur besitzen. In ihr entwickeln sich die Eier bis zum Larvenstadium.

Die Larven besitzen eigenartige Atmungsorgane. Es sind entweder zwei einfache Fäden, die, von den Kiemen ausgehend, aus der Atemhöhle hervorragen (*Nototrema marsupiatum*), oder windenblütenähnliche Gebilde (*Nototrema oviferum* s. Fig. 92). Sie haben je ein zuführendes und ein abführendes Blutgefäß und sind innig mit der Eihülle verbunden. Sie stellen also wohl ein allantoidartiges Organ dar, das der Sauerstoffversorgung dient.

Während bis hierher die Entwicklung bei allen Beutelfröschen gleich ist, tritt nun eine Trennung ein. *Nototrema marsupiatum* und *plumbeum* setzen die Quappen ins Wasser ab, wo sie ihre Entwicklung vollenden, während bei anderen, wie *Nototrema oviferum*, die Larven ihre ganze Entwicklung in der Rückentasche des Weibchens durchmachen.

Bei dieser Brutpflege ist, wie überhaupt in diesem Kapitel der Amphibien, noch vieles unklar. Wie kommen die Eier in die rings geschlossenenen Brutsäcke herein, wie die Kaulquappen heraus?

Vielleicht geben uns *Nototrema pygmaeum* und *Hyla goeldii* eine Aufklärung. Bei *Nototrema pygmaeum* reißt die Bruttasche an einer prä-

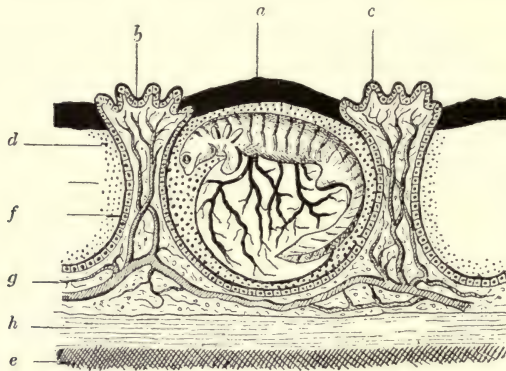


Fig. 94. Embryo von *Pipa dorsigera* in der Hauttasche (halbschematisch). (Aus Wiedersheim.)  
*a* Deckel der Hauttasche („Wabe“); *b* Scheidewand zwischen den einzelnen Hauttaschen; *c* Epidermisapillan auf dem freien Rand der Scheidewände; *d* umhüllende Gelatinmasse; *e* Muskulatur; *f* eingestülpte Epidermis; *g* Corium der Haut; *h* subkutaner Lymphraum (die von *b* ausgehende Linie sollte tiefer in die Taschenscheidewand herabgeführt werden).

formierten Stelle längs der Mitte auf durch die Bewegung der Jungen, wenn sie groß genug sind.

Bei *Hyla goeldii* liegen die Eier frei auf dem Rücken. Rings herum aber erhebt sich die Rückenhaul zu einer Falte, so eine Art Schüssel bildend. Denkt man sich nun diese Falte in der Rückenmitte zusammengewachsen, so entsteht ein Brutbeutel wie bei den *Nototremen*. Übrigens machen die Jungen von *Hyla goeldii* ihre ganze Entwicklung im Ei auf dem Rücken der Mutter durch und kommen erst als Frösche heraus.

So mag dieser Frosch zu jenen überführen, die ihre Eier offen am Leibe mit sich herumtragen. Am nächsten schließt sich ihm die Wabenkröte, *Pipa dorsigera* (s. Fig. 93), an, da bei ihr ebenfalls die Jungen auf dem Rücken vollständig zur Entwicklung kommen. Das Tier wurde zuerst 1705 von Sibylle von Meriam beschrieben und seine Brutpflege schon zwanzig Jahre später durch R u y s c h bekannt gemacht. Außerhalb der Fortpflanzungszeit sind Männchen und Weibchen nicht zu unterscheiden. Tritt aber jene ein, so kommt es auf dem Rücken des Weibchens zu wabenartig dicht nebenein-



ander liegenden Einstülpungen, welche als Bruträume für die Eier dienen. Das Weibchen legt sich mit Hilfe der weit vorstülpbaren Kloake die Eier selbst auf den Rücken, wo sie vom Männchen durch Drücken mit dem Bauche zu einer Schicht ausgebreitet werden. Dabei kommt ein Ei in jede Wabe, die dann durch einen hornartigen Deckel geschlossen wird.

Über dessen Zustandekommen wissen wir nichts. In den Waben bleiben die Jungen, bis sie völlig entwickelt sind (s. Fig. 94), sprengen aber schon lange vorher die Deckel und schauen dann mit einem Teil der Körper hervor. Auffallen muß bei den Quappen (s. Fig. 95) der stark entwickelte Ruderschwanz, der doch als Bewegungsorgan überflüssig ist. Wenn er



Fig. 95. Larve von *Pipa dorsigera*.



Fig. 96. Nest mit Eiern von *Phyllomedusa iheringi*.  
(Nach Wiedersheim.)

trotzdem keine Rückbildung erfahren hat, so ist anzunehmen, daß er, wie wir dies schon beim Antillenfrosch sahen, einem Funktionswechsel unterlegen ist. Er dient, wie es scheint, als Atmungsorgan.

In ähnlicher Weise trägt ein Froschweibchen Ceylons, *Rhacophorus reticulatus*, seine Eier am Bauche mit sich. Doch fand sich bei dem untersuchten Exemplar die Haut unverändert ohne wabige Struktur. Über die Weiterentwicklung der Eier wissen wir gar nichts.

Auch bei uns gibt es einen Frosch, der sich so seiner Eier annimmt, indem er sie am eigenen Leibe mit sich trägt. Nur hat bei ihm das Männchen die Fürsorge dafür übernommen. Es ist die Geburtshelferkröte, *Alytes obstetricans*. Bei der Begattung, die auf dem Lande stattfindet, drückt das hinten auf dem Weibchen sitzende Männchen die Eischnüre heraus und wickelt sie sich durch geeignete Bewegung um die Hinterbeine. Hier machen die Jungen die ersten Entwicklungsstadien durch; sind sie alt genug, so begibt sich das Männchen ins Wasser und die Jungen verlassen als Kaulquappen die Eier.

Ähnliche Verhältnisse liegen wohl bei einer madagassischen Froschart, *Rappia*, vor, wovon *Boettger* ein Exemplar untersuchte, das die Eischnüre um die Vorderbeine geschlungen hatte.

Und ein nordamerikanischer Salamander, *Desmognathus fuscus*, trägt die Eischnüre um den Leib in der Nackengegend geschlungen. Es scheint so, als ob die Mutter nach der Eiablage sich in die Schnüre hineinwickle.

Unzweifelhaft ist es in vielen dieser Fälle auf einen Schutz des Laichs abgesehen, der, da er unbeweglich, eine leicht zu gewinnende Beute ist, viele Feinde hat. Da diese Feinde sich besonders unter den Wasserbewohnern finden, so genügt es auch, wenn er außerhalb des Wassers abgelegt wird,



Fig. 97. *Phyllomedusa hypochondrialis* bei der Eiablage. (Nach Budget aus Brandes und Schönichen.)

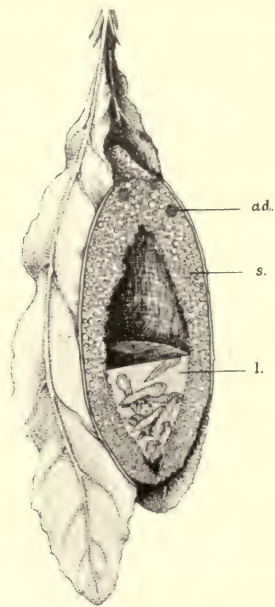


Fig. 98. Nest von *Rhacophorus reinwardtii* Boie mit Kaulquappen in Flüssigkeit (!) und Schaummasse (\*); *ad* degeneriertes Ei. (Nach Siedlecki.)

jedoch so, daß die Kaulquappen bei passender Gelegenheit ins Wasser gelangen können. Hierzu werden besonders über dem Wasser befindliche Blätter von allerhand Pflanzen benutzt.

*Chiromantis rufescens*, ein Frosch aus Kamerun, legt seine Eier auf Blätter, die sich über Wasser befinden, ab und umgibt sie mit einer schneeig-schaumigen Masse. Diese Masse verflüssigt sich zunächst im Inneren des Gebildes und in ihr leben die Larven eine Zeitlang. Sie gelangen dann ins Wasser, wo sie ihre Weiterentwicklung vollenden, indem sie entweder bei fortschreitender Verflüssigung hineintropfen oder durch Regengüsse hineingespült werden.

Eine ähnliche Art der Brutpflege zeigen *Hyla nebulosa* Spix, einige



*Rappia*- und *Phyllomedusa*arten (s. Fig. 96). Die letzteren kleben sogar mit der Gallerte ihres Laiches die Blätter zu Düten zusammen, wie dies besonders von *Phyllomedusa hypochondrialis* Cope (s. Fig. 97) bekannt ist. Männchen und Weibchen sind hierbei gemeinsam tätig, wie die Fig. 97 zeigt, indem sie von der Spitze des Blattes an mit der Einrollung beginnen. Ähnlich verhält sich nach Siedleckis ausgezeichneten Beobachtungen der javanische Flugfrosch, *Rhacophorus reinwardtii*. Das Weibchen sucht, mit dem Männchen auf dem Rücken, geeignete Blätter auf, an die es den Laich anheftet, der in die Mitte einer festen Schaummasse gebettet wird. Das Innere der Schaummasse verflüssigt sich (s. Fig. 98) und in dieser Flüssigkeit machen die jungen Quappen ihre erste Entwicklung durch.

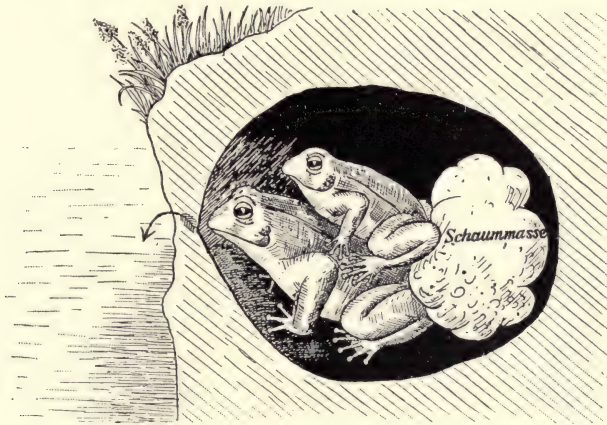


Fig. 99. *Rhacophorus schlegeli* in Begattung. (Nach Wiedersheim.)

Allmählich wird auch die äußere Hülle flüssig, worauf die Jungen ins Wasser tropfen.

In anderer Weise birgt *Rhacophorus schlegeli* von Japan seine Eier in einem außerhalb des Wassers gelegenen Nest so, daß die Quappen doch ins Wasser gelangen können. Bei ihm gräbt sich das Weibchen mit dem Männchen auf dem Rücken in der Nähe des Wassers in den Boden (s. Fig. 99) und höhlt hier eine Kammer aus. Hier werden die Eier in eine Schaummasse abgelegt. Dann graben sich die Alten schräg nach unten zum Wasser durch. Nach einiger Zeit verflüssigt sich die Schaummasse und spült so die zu Quappen entwickelten Eier durch diesen schrägen Kanal in das Wasser.

In ähnlicher Weise bauen amerikanische Frösche, *Leptodactylus mystacinus* und *typhonius*, allerdings oberirdische Mulden, in die sie ihre mit Schaummasse umkleideten Eier ablegen. Diese machen darin ihre erste Entwicklung durch und gelangen in das Wasser, wenn dessen Spiegel infolge der Regenzeit ansteigt. Für den Fall, daß dieses länger als gewöhnlich aus-

bleibt, können die Quappen eine Zeitlang ohne Wasser leben, indem sie sich an feuchten Orten, z. B. unter Baumstämmen, in großen Klumpen ansammeln. Bei anderen tropischen Fröschen, wie *Paludicola gracilis* aus Argentinien, *Rhacophorus eques*, *Rana tigrina* von Ceylon und *Pseudophryne australis* ist der Entwicklungsgang ganz derselbe, indem die Eier außerhalb, aber in der Nähe des Wassers abgelegt werden. Wie man sieht, besteht hier die Gefahr des Eintrocknens.

Diese vermeidet und erreicht doch einen Schutz für die Eier *Hyla faber*, der wegen seiner Stimme von den Brasilianern der Schmied genannt wird.

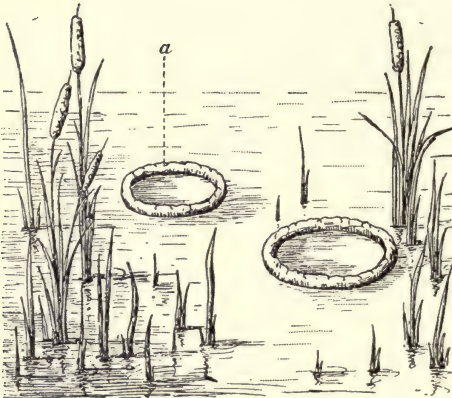


Fig. 100. Nest von *Hyla faber*.  
(Nach Wiedersheim.)

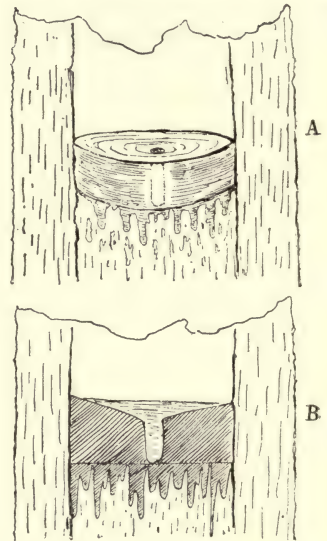


Fig. 101. Nest von *Hyla resinifetrix*.  
(Nach Goeldi.)  
A Seitenansicht; B Durchschnitt (schem.).

Dieser Frosch grenzt durch einen Ringwall (s. Fig. 100) aus Schlamm seine Laichplätze gegen das umliegende Wasser ab und sichert ihn so vor den Nachstellungen der Wasserbewohner. Wie Goeldi beobachtet hat, bringt *Hyla faber* das Material dazu mit seinen Händen herbei und erbaut mit diesen den Wall, dessen Innenseite er mit den Händen glättet und feststreicht, während der Boden mit Bauch und Kehle geglättet wird. Sein gleichfalls naher brasilianischer Verwandter *Hyla resinifetrix* legt gar, was sein lateinischer Name besagt, künstliche Wasserreservoirs (s. Fig. 101) an, indem er Astlöcher mittels Baumharz mit seinen Händen wasserdicht auskittet, wie uns Goeldi mitteilt, und in die so hergestellten Becken seinen Laich absetzt, wenn sie sich beim nächsten Regen mit Wasser füllen.

Wenn nun auch in vielen der Fälle die Alten in der Nähe ihres Laiches gefunden werden, so hängt dies wohl damit zusammen, daß sie eben jene



Plätze bewohnen. Ein „Bewachen“ des Laiches, wie dies hin und wieder, z. B. vom Grasfroschmännchen, das sogar die Laichklumpen umwenden soll, berichtet wird, scheint mir sehr unwahrscheinlich zu sein; denn was sollte bei so harmlosen und waffenlosen Geschöpfen, wie es die Amphibien meist sind, ein Wachestehen für einen Zweck haben? Anders steht es freilich mit den beiden Riesensalamandern *Megalobatrachus* und *Cryptobranchus*, von denen es nach den Beobachtungen von Kerbert und Smith feststeht, daß die Männchen den Laich bewachen. Dies scheint auch bei dem nordamerikanischen Erdsalamander (*Autodax lugubris*) der Fall zu sein, der mit seinem kräftigen Gebiß zu einer wirksamen Verteidigung fähig ist.

## 2. Zusammenleben.

Diese Sorge für die Brut führt aber nirgends zu einem dauernden Zusammenbleiben der Individuen über die ersten Jugendstadien hinaus. Dies ist ja auch nicht wunderbar bei Tieren, bei denen selbst eine dauernde Verbindung der Geschlechter in der Regel unterbleibt. Wo sich größere Ansammlungen von Amphibien finden, sind es sicher äußere Ursachen, wie Anhäufung der Nahrung, günstige Plätze zum Überwintern usw., welche sie verursachen. Die einzelnen Individuen nehmen aber außer der Paarungszeit keine Notiz voneinander, höchstens daß die stärkeren die schwächeren auffressen.

---

## B. Verschiedener Art.

### 1. Nahrung.

Die Amphibien sind in erwachsenem Zustande arge Raubtiere, die nichts Lebendes verschonen, das sie überwältigen können. Während unsere einheimischen von Würmern, Schnecken, Kerbtieren u. dgl. leben und selbst die stechenden Immen nicht verschonen, gehen die größeren tropischen Verwandten auch an kleinere Warmblüter. So soll *Ceratophrys* Ratten, der Ochsenfrosch Enten verschlingen. Viele leben auch von anderen Lurchen, so frißt der Riesensalamander Frösche, wenn er ihrer habhaft wird, und auch Fische. Die Nahrung wird mit dem Maul aufgenommen. Vielfach helfen beim Herunterschlucken die Vorderfüße nach, wie man dies bei unseren Fröschen beobachten kann. In eigentümlicher Weise dienen bei den Froschlurchen die Augäpfel mit beim Hinabwürgen der Beute. Diese sind von der Mundhöhle nur durch die Mundhöhlenschleimhaut getrennt. Durch einen besonderen Muskel können sie

zurückgezogen werden und dadurch schieben sie die Beute nach hinten in den Schlund.

Bei dieser relativ gleichartigen Beute sind besondere Anpassungen selten. Wenn man will, kann man ja schon in der Sprungfähigkeit der Frösche eine Anpassung an die fliegende Insektennahrung sehen, die eben im Sprunge erhascht wird. Dazu kommt bei vielen noch die Fähigkeit, die nur vorn am Kieferwinkel (s. Fig. 102) angewachsene Zunge blitzschnell hervorzu-schleudern. Es fungiert dabei der *Musculus genioglossus* als Protraktor,

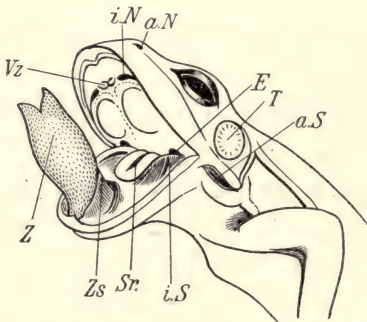


Fig. 102. Kopf von *Rana esculenta* ♂. (Nach Werner.)

*iS* innere; *aS* äußere Schallblasenschlitze; *aN* äußere; *iN* innere (Choanen) Nasenöffnungen; *Vz* Zähnchen am Vomer; *T* Trommelfell; *E* Öffnungen der eustachischen Röhren; *Sr* Stimmritze; *Z* Zunge; *Zs* Zungenstiel.

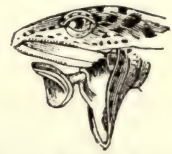


Fig. 103. *Spelerpes fuscus* mit eingezogener Zunge. (Nach Hayek.)

der *Musculus hypoglossus* als Retraktor. Die Binnenmuskulatur der Zunge befähigt diese dann zum Umgreifen der Beute. Bei anderen, wie *Spelerpes*, ist die Zunge rund herum frei und sitzt, wie beim Chamäleon, auf einem muskulösen Stiel, an dem sie weit hervorgeschneit werden kann (s. Fig. 103 und 104). Bei Ameisen- und Termitenfressern finden wir Anpassungen, die an die von gleicher Nahrung lebenden Säugetiere erinnern. Diese, wie z. B. *Breviceps mossambicus* Peters, haben eine außerordentlich enge Mund-



Fig. 104. Zunge von *Spelerpes fuscus* hervorgeschneit. (Nach Wiedersheim.)

spalte, eine sehr lange Zunge und einen weiten Magensack. Dazu kommt völliger Mangel der Zähne. Ferner besitzen sie naturgemäß eine außerordentliche Grabfähigkeit, und eine Art, *Hemisus*, kann sogar mit den Händen graben.

Als besonders eigenartig sei erwähnt, daß sich *Alytes obstetricans* laut Brehm „nach Art der Ameisenlöwen Fallgruben für Kerbtiere“ herstellen soll.

Ein Frosch, *Dismorphognatus africanus*, hat im Unterkiefer zur Er-



beutung seiner Nahrung einen besonderen Fangzahn entwickelt. Die alles, also auch Pflanzen fressenden Larven der Froschlurche haben in Anpassung an diese härtere Nahrung eine besondere Bewaffnung der Kiefer mit Hornscheiden erworben, welche von Erwachsenen nur noch die *Lorenidae* haben. Wie sich der Darm an Pflanzennahrung anpaßt, wurde schon S. 185 besprochen.

## 2. Waffen und Schutzeinrichtungen.

Entsprechend ihrer Schwäche haben die Amphibien sehr viele Feinde. Wohl die meisten fleischfressenden Tiere nehmen auch gelegentlich einen Frosch oder Salamander. Ein schützender Panzer kommt nicht vor, Zähne,



Fig. 105. Feuersalamander (*Salamandra maculosa*). (Nach Taschenberg.)

die eine wirklich wirksame Waffe bilden, finden wir bei den rezenten selten (*Autodax*, *Xenobatrachus*), ebenso Krallen (*Xenopus* u. a.). An Stelle dieser offensiven Waffen besitzen die Amphibien hauptsächlich defensive. Hierzu mag es als besondere Eigentümlichkeit gehören, daß bei dem danach benannten Rippenmolch (*Molge waltli*) und auch bei *Typhlotriton andersoni* der Liu-Kiu-Inseln die scharf zugespitzten Rippenränder die Körperhaut durchbohren und frei nach außen treten. Auch die hornigen Höcker seitlich des Rückens mögen dieser Zweck haben. Weit häufiger aber finden wir Giftdrüsen, die meist in größeren, für einzelne Gattungen bestimmten Gruppen auftreten, wie die Parotiden oder Ohrdrüsen der Kröten und Salamander (s. Fig. 105 u. 106). Auch im Rachen, längs des Rückens und der Körperseiten sind sie oft angeordnet. Der giftige Inhalt entsteht aus Bindegewebszellen, welche die Giftdrüsen auskleiden. Das Gift tritt in Gestalt von Körnern auf, welche umgewandelte Eiweißstoffe darstellen.

Selten ist es tödlich, wie bei *Bufo marinus*, *Phyllobates* und *Dendrobates tinctorius*. Das Gift der beiden letzten wird von den Indianern als Pfeilgift gebraucht. Nebenbei sei erwähnt, daß das Sekret von *Dendrobates tinctorius* von ihnen auch der Haut des grünen Amazonenpapageis zum Umfärben der Federn eingerieben wird. Gewöhnlich erregt das Gift der Amphibien, und das ist namentlich bei unseren einheimischen Lurchen der Fall, höchstens ein Brennen auf den Schleimhäuten, erzeugt Übelkeit und

Erbrechen. Dies genügt auch vollkommen, einen ausreichenden Schutz abzugeben. Und die Erfahrung hat gezeigt, daß die Mehrzahl der mit solchen Drüsen versehenen Lurche nur ungern oder gar nicht von andern Tieren genommen werden. In der Angst zieht unsere Kreuzkröte die Haut derart zusammen, daß sich alle Drüsen entleeren und das Tier mit einer weißen, schaumigen Masse bedeckt wird, die zu dem eklen Aussehen, welches sie dem Tiere verleiht, auch noch unangenehm riecht und wohl ein wenig giftig ist. Überhaupt sondern alle unsere Kröten aus ihren Hautdrüsen ein Herzgift ab, das ähnlich wie Digitalis wirkt und als Bufotalin bezeichnet wird. Ein zweites, Bufotanin genanntes Gift ist schwächer. Giftiger als

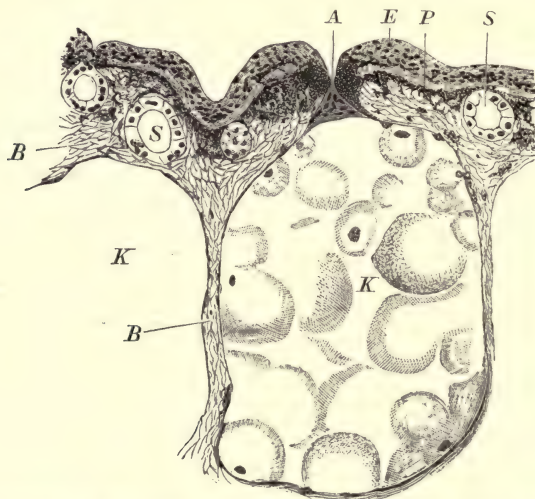


Fig. 106. Querschnitt durch einen Drüsenfollikel der Parotis von *Salamandra maculosa* in 40 facher Vergrößerung. (Nach Taschenberg aus Kobert.)

*E* Epidermis; *P* Pigmentschicht; *B* Bindegewebe; *S* Schleimdrüse; *K* Körner- oder Giftdrüse, in der die Bildung von Gift im Gange ist (ihr optischer Ausdruck sind in akutem Zerfall befindliche Zellen und Kerne), *A* Ausführungsgang des Drüsenfollikels.

das Drüsensekret der Kröten ist wohl der Schaum, den die Unke bei großer Angst aus den Drüsen des Rückens und der Oberschenkel hervorpreßt. Auch unsere Feuersalamander besitzen zu beiden Seiten des Kopfes starke Giftdrüsen. Allerdings sind dessen Wirkungen stark übertrieben worden, und wohl nur sehr konzentrierte Lösungen, wie sie Albin anwandte, wie sie aber in der Natur nicht vorkommen, vermögen kleinere Tiere zu töten. Allerdings sollen die Ausscheidungen in Zimmeraquarien sogar auf die Bewohner tödlich wirken können. Dagegen schadet es Hunden, Puten, und Hühnern, denen man zerhackte Feuersalamander zu fressen gab, nichts, höchstens erbrachen sich die Hunde danach. Die beiden in den Ausscheidungen der Giftdrüsen des Feuersalamanders gefundenen Gifte werden als Samandarin und Samandaridin bezeichnet. Sie rufen tollwutähnliche Krampferscheinungen hervor.



Auch Schreckmittel besitzen einige Amphibien; hierher rechne ich die Fähigkeit, sich plötzlich vermittle der Kehlsäcke stark aufzublasen, die *Paludicola* und *Breviceps* besitzen. Besonders *Paludicola fuscomaculata* kann sich stark aufblähen und plötzlich zu einem Fünftel der bisherigen Größe zusammenfallen. Die Unken nehmen eine Schreckstellung an, indem sie den Kopf zurückbiegen und ihre Arme über dem Rücken verschränken und so dem Feind ihre gelbe Bauchseite zeigen. Eine ähnliche Verteidigungsstellung soll nach Tschudi auch die Geburtshelferkröte einnehmen. Die Knoblauchkröte nimmt mit geöffnetem Maul eine Art Kampfstellung ein und stößt ein eigentümliches Geschrei aus. Ihre birmanische Verwandte, *Leptobrachium carinense* Blng., geht sogar direkt zum Angriff über, wenn sie beunruhigt wird, und vermag recht empfindlich zu beißen.

Als ein wichtiges Schutzmittel mag auch das Eingraben dienen, das nur bei Froschlurchen vorkommt. Die meisten tun das ausschließlich mit Hilfe ihrer Hinterfüße. Als Grabinstrument dient der innere Fersen- oder richtiger Metatarsalhöcker, welcher vergrößert und mit einer scharfen, schaufelartigen Hornscheide versehen ist (siehe Fig. 107). Der beste Gräber unter den deutschen Kröten ist *Bufo calamita*, die sich bis zu 3 m eingraben soll. *Pelobates* scharrt mit den Hinterfüßen nach auswärts, schiebt sich dabei nach rückwärts und verschwindet so in kurzer Zeit unter der Erde. So geschützt, verbringen sie den Tag, um erst in der Nacht wieder hervorzukommen. Selbst die Geburtshelferkröte soll trotz mangelhafter Grabausrüstung ihrer Füße Röhren von über 10 m Länge herstellen (Tschudi).

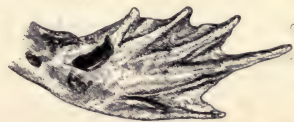


Fig. 107. Fuß vom *Pelobates cultripes* mit Grabschaufel.  
(Nach Gadow.)

Daß diese Tiere auch im vergrabenen Zustande überwintern, sei nur nebenbei erwähnt. Es mag also auch hier das Klima der erste Impuls zur Erwerbung der Grabfähigkeit gewesen sein.

### 3. Nutzen und Schaden.

Hier mag auch kurz auf den Nutzen und Schaden der Froschlurche für den Menschen eingegangen werden. Beide sind nicht groß. Schaden können höchstens die größeren Lurche der Tropen durch gelegentliche Diebstähle an Geflügel (vgl. S. 225). Auch ihr starker Geschlechtstrieb, der sie zwingt, alle möglichen Gegenstände zu umklammern, kann Schaden anrichten. So berichtet Brehm nach Nordmann, daß in einem Karpfenteich „fast auf jedem Karpfen ein Frosch, auch deren zwei, saßen, die sich mit ihren Vorderfüßen gewöhnlich in den Augen, häufig aber ebenso in den Kiemen festgeklammert hatten, während sie unter widerwärtigen Bewegungen mit den Hinterbeinen die Schuppen von dem Rücken der Fische

lösten“. Es war dadurch nicht nur der augenblickliche Marktwert der Fische herabgesetzt, sondern auch der ganze Satz wegen der ausgekratzten Augen oder verletzten Kiemen unbrauchbar geworden, so daß ein bedeutender Schaden entstand. Ihr Nutzen ist schon beträchtlicher. Und die Gärtner wissen die Hilfe, die sie an den Kröten im Kampfe gegen Raupen, Schnecken, Würmer usw. haben, wohl zu schätzen. Auch als Nahrungsmittel sind einige nicht ohne Bedeutung.

Schon der alte Hernandez wußte als Merkwürdigkeit zu berichten, daß die Mexikaner Axolottlarven aßen. Jedenfalls dachte er nicht daran, daß Froschschenkel bei uns im Mittelalter eine beliebte Fastenspeise waren. Heute werden sie bei uns wohl nur noch als Delikatesse genossen. Aber bei einigen Völkern Südwestafrikas (Amboland) und Australiens spielen Frösche als Nahrungsmittel eine wichtige Rolle. „Hätten doch“, schreibt Krefft, der uns diese Tatsache mitteilt, „die beklagenswerten Burke und Wills, die auf ihrer Forschungsreise im Inneren Australiens dem Hunger erlagen, gewußt, welches Rettungsmittel ihnen die Frösche geboten haben würden!“

---



# REPTILIEN.

Bearbeitet von Dr. Max HILZHEIMER in Stuttgart.

---





## I. Die Lebensweise der Brückenechse.

---

Den Reptilien als primitivsten Landtieren, von denen wir alle anderen abzuleiten haben, soll eine besonders eingehende Schilderung, gewissermaßen als Paradigma für einen ursprünglichen Bau, zuteil werden.

Unter den Reptilien nimmt wieder die Brückenechse eine besonders tiefe Stellung ein. Deshalb erscheint es wohl gerechtfertigt, eine genaue Beschreibung ihrer Lebensweise als Beispiel für die Lebensweise eines einfachen, noch nach keiner Richtung auffällig angepaßten Landwirbeltiers an die Spitze der folgenden Betrachtungen zu stellen.

Wie ein Überrest aus längstvergangerer Zeit ragt in unsere heutige Fauna die altertümliche Brückenechse, die Tuatara der Maoris, hinein (s. Fig. 108). Während ihre Verwandten einstmals zur Trias- und Jurazeit in Europa zu Hause waren, hat sich das letzte Glied der Unterordnung der Rhynchocephalen, *Sphenodon punctatus*, nach dem fernsten Erdenwinkel, nach Neuseeland, zurückgezogen. Aber auch hier ist ihre Existenz bedroht. Während sie früher das ganze Land bevölkerte, ist sie heute beschränkt auf einige schwer zugängliche Inselchen der Plentybucht. Hier führt sie ein ziemlich ruhiges Leben. Sie scheint schon bei geringer Störung, wie hier das Kommen und Gehen der Leuchtturmwächter usw., die Neigung zu einer nächtlichen Lebensweise zu haben, während sie auf unbetretenen Inseln Tagtier ist (*Thilenius*). Bei *Werner* waren Gefangene während der Abendstunden und bei Sonnenschein während der Morgenstunden am meisten in Bewegung. Die Tuataras scheinen den Aufenthalt im Wasser sehr zu lieben. Obwohl sie eigentlich Landtiere sind, können sie doch bis vier Stunden, ohne zu atmen, unter Wasser bleiben. Bei *Berg* verbrachte ein gefangenes Exemplar „wie ein Alligator“ den Tag im Wasser oder flüchtete bei Störung dorthin. Und *Buller's* Exemplare fraßen Fische und saßen Meerwasser. Pflanzen weigerten sich Gefangene stets zu fressen. Ihre Nahrung besteht in Fleisch, hauptsächlich wohl Insekten (*Deinacrida*-arten), Würmern, Fischen und Schnecken (*Janella schauinslandi* Plate).

Auch einen jungen Vogel von den mit ihnen ihre Wohnhöhlen teilenden Arten scheinen sie gelegentlich nicht zu verschmähen. Es ist dies nämlich eine Merkwürdigkeit in der Lebensweise der Brückenechse, daß sie mit verschiedenen Vögeln aus der Familie der Puffiniden gemeinsame Wohnhöhlen haben. Es werden namhaft gemacht: *Oestrelata cookii* Gray, *Puffinus gavius*, *Majaquaeus parkensoni*, *Majaquaeus gouldi*, *Puffinus brevicaudatus* und eine *Porcellaria*.

Nach Schauinslands Ansicht sollen die Vögel die Baumeister sein. Die Hatterien wären also nur Eindringlinge. Dies würde es auch erklären, daß sie keine besonderen Anpassungen an unterirdische Lebensweise zeigen. Etwas graben können sie allerdings. Denn da die Vögel sehr

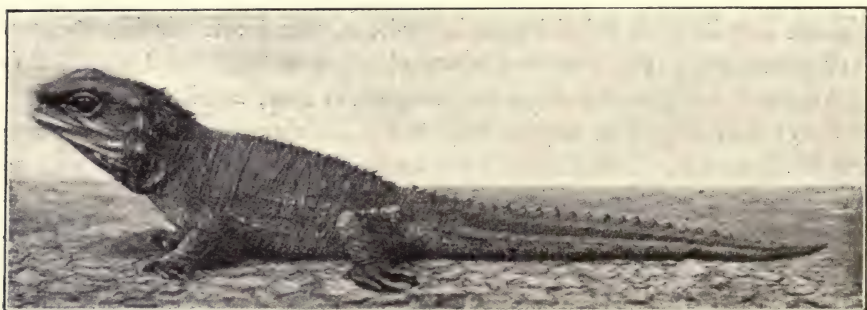


Fig. 108. *Sphenodon punctatus*. (Nach Berg.)

reinlich sind und alles Überflüssige aus den Wohnhöhlen herausschaffen, müssen die Sphenodonten ihre Eier außerhalb ablegen. Sie wählen hierfür geeignete sonnige, von Vogelbauten freie Plätze aus, graben hier nachts 15—18 cm tiefe Löcher von 5 bis 8 cm Durchmesser, in die sie die Eier welche zwar schon einen Embryo enthalten, aber erst nach 12—14 Monaten auskriechen, mit dem Maule zu bringen scheinen (Thilenius). Die Eiablage findet im November und Dezember statt. Von Mitte April bis Mitte August halten sie einen Winterschlaf, von welchem zuerst die Männchen, dann die Weibchen zu erwachen scheinen. Das gegenseitige numerische Verhältnis ist ziemlich gleich (Thilenius). Sie erreichen eine Länge bis  $\frac{3}{4}$  m und, wie es scheint, ein sehr hohes Alter, bis hundert Jahre (Schauinsland).

Diese ganzen, relativ einfachen Lebensgewohnheiten mit der Neigung zu nächtlichem, halb amphibischem, unterirdischem Leben und der primitiven Insekten(Fleisch-)nahrung zeigen schon, daß wir es mit sehr ursprünglichen Tieren zu tun haben. Diese Ursprünglichkeit lehrt aber auch die Anatomie. Schon äußerlich ist *Sphenodon* scharf von allen lebenden Reptilien unterschieden durch das vollständige Fehlen von äußeren Begattungsorganen, worin wir wohl ein sehr primitives Merkmal zu erblicken haben.



Seinem Bau nach zeigt es einerseits gewisse Beziehungen zu den Eidechsen (Bau des Schultergürtels, der Lunge, quere Kloakenspalte), anderseits hat es doch auch wieder mit den Krokodiliern Berührungspunkte (doppelter Jochbogen, festes Quadratum, Bauchrippen) und selbst zu den Schildkröten (Entwicklung des Tarsus) fehlen Beziehungen nicht.

Deshalb hat man die Tuatara als eine nahe Verwandte der Stammform der Reptilien angesehen, die der gemeinsamen Wurzel noch sehr nahe steht. Und so scheint sie mir geeignet, als Grundlage zu dienen bei der Schilderung des Reptilientypus, die wir zunächst im folgenden versuchen wollen, und zwar dies um so mehr, als sie durch eine Reihe ausgezeichnete Untersuchungen jetzt mit zu unseren bestbekannten Reptilien gehört.

Es sind Reptilien von der Gestalt einer gedrungenen Eidechse mit vier etwa gleich langen, wohlentwickelten Füßen, deren fünf Zehen am Grunde durch Spuren von Schwimmhäuten verbunden sind. Der Schwanz ist dick, seitlich zusammengedrückt, der Kopf viereckig. Die Haut ist mit Schuppen bedeckt, denen jedoch keine Spur von Verknöcherung zugrunde liegt. Auch fehlen Hautdrüsen, mit Ausnahme der Analdrüsen, vollständig. Längs des Rückens verläuft vom Scheitel bis zur Schwanzspitze, nur im Nacken unterbrochen, eine Reihe aufrichtbarer Stacheln. Ihre Farbe ist gelblich, während das übrige Tier dunkel olivgrün mit kleinen weißen oder gelblichen Flecken an den Seiten gefärbt ist. Nach Thilenius sollen die Jungen lebhafter gefärbt und gestreift sein und sogar bis zu einem gewissen Grade die Fähigkeit eines Farbwechsels besitzen. Das Auge ist groß und besitzt eine senkrechte Pupille. Da ich über die Schutzorgane des Auges bei *Hatteria* nichts Besonderes finden konnte, nehme ich an, sie bestehen wie bei der Mehrzahl der Saurier und Krokodile aus einem beweglichen oberen und unteren Augenlid (Ausnahmen s. S. 308) und aus einer Nickhaut am inneren Augenwinkel, die mit einer besonderen Drüse, der Har der schen Drüse, verbunden ist, welche sich außer der Tränendrüse bei allen Reptilien findet.

Damit wäre die äußere Beschreibung von *Sphenodon* erschöpft, d. h. eines primitiven Reptiles, das höchstens eine Spezialisierung in der Richtung zur Anpassung an ein Wasserleben zeigt mit dem seitlich zusammengedrückten Schwanz und der Andeutung von Schwimmhäuten; vielleicht hängt damit auch der aufrichtbare Rückenkamm zusammen.

Über die Wirbelsäule ist nicht viel zu sagen.

#### Literatur über *Sphenodon*.

(Auch dieses Verzeichnis ist nach demselben Prinzip aufgestellt wie das Gesamtliteraturverzeichnis.)

- Berg, J., Zur Kenntnis der Brückenechse, Zool. Garten 1894, Bd. XXXV, S. 102 u. 146.  
 Buller, W. L., Notes on the Tuatara Lizard (*Sphenodon*), with a description of a supposed new species. Trans. N. Zealand. Inst. vol. IX, p. 317.

- Buller, W. L., Further notes on the habits of the Tuatara Lizard. *Ebenda* vol. XI, p. 349.
- Dendy, A., Summary of the principal Results obtained in a study of the development of Tuatara (*Sphenodon punctatus*). *Proc. of roy. Soc. London* XIII, p. 440.
- On the development of the parietal eye and adjacent organs in *Sphenodon*. *Quart. Journ. Micr. Sci.* vol. XIII, p. 1.
- The life history of Tuatara (*Sphenodon punctatus*). *Trans. N. Zealand Inst.* vol. XXXI, p. 243.
- Gray, J. E., Descriptions of two hitherto unrecorded species of reptiles from New-Zealand. *Zool. Miscell.* 1842, p. 17.
- Günther, A., Contribution to the anatomy of Hatteria (*Rhynchocephalus*, Owen). *Phil. Trans.* vol. 157, 1867, p. 595.
- Howes, G. B. u. Swinnerton, H. H., On the development of the skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*; with remarks on the eggs, on the hatching and on the hatched young. In *Trans. of. roy. Soc. London* vol. XVI, 1901, Part 1.
- Newcam, A. K., Notes on the physiology and anatomy of the Tuatara (*Sphenodon guentheri*). *Trans. N. Zealand Inst.* vol. X, p. 222.
- Osa wa, Das Integument von Hatteria. *Archiv f. mikroskop. Anatomie* 1896, Bd. 48, S. 540.
- Schauinsland, H., Beiträge zur Biologie der Hatteria. *Sitzungsber. Akad. Berlin* 1898, S. 701.
- Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. *Sphenodon*, *Callorhynchus*, *Chamaeleo*. *Zoologica* Bd. XVI, 1903.
- Thilenius, Vorläufiger Bericht über die Eiablage und erste Entwicklung von *Hatteria punctata*. *Sitzungsber. Akad. Berlin* 1899, S. 234.
- Werner, F., Beobachtungen an *Sphenodon* (*Hatteria*) *punctatus*. *Zoologischer Garten* XXXIV, 1893, S. 335.
-



## II. Allgemeine anatomisch-physiologische Übersicht.

---

Bei der allgemeinen anatomischen Beschreibung der Reptilien wird soweit als möglich die Brückenechse zu Grunde gelegt werden, und wo Abweichungen davon vorkommen, dies besonders betont werden.

### 1. Skelett.

**Wirbelsäule und Brustkorb.** Der Zahl nach besitzt *Sphenodon* 8 Hals-, 17 Rumpf-, 2 Sakral- und 26 Schwanzwirbel. Diese Wirbelzahl ist aber innerhalb der Reptilien keineswegs konstant. Es kann eine beliebige Vermehrung eintreten, so daß wir bei manchen *Plesiosauriern* mehr als 40 Halswirbel zählen. Die Höchstzahl bei den lebenden beträgt jedoch 9, und auch sie wird selten erreicht. Andererseits ist die Gliederung in Regionen natürlich von der Ausbildung der Extremitätengürtel und dem Vorhandensein von Sternalrippen abhängig, so daß wir bei Schlangen, wo beides fehlt, auch keine besonderen Abschnitte der Wirbelsäule unterscheiden können.

Die Ursprünglichkeit der Brückenechse zeigt sich auch in der Form der Wirbelkörper. Diese sind nämlich amphicoel (an beiden Enden ausgehöhlt), eine Eigentümlichkeit, die daher kommt, daß die Chorda mit ihren intervertebralen Verdickungen noch fortexistiert. Ähnliches findet sich unter den lebenden Reptilien nur noch bei den Gekoniden und im Schwanz von *Lacerta*. Sonst sind die Wirbel procoel (vorn ausgehöhlt bei den meisten lebenden und tertiären Reptilien, *Pterosaurier* und *Pythonomorphen*) oder opisthocoel (*Schildkröten*, *Dinosaurier*).

Verwachsungen von Wirbeln kommen an lebenden Reptilien nicht vor. Selbst die beiden Sakralwirbel (nur bei einigen Süßwasser- und Landschildkröten kommt noch ein dritter pseudosakraler Wirbel hinzu) verschmelzen nicht. Dagegen kamen bei ausgestorbenen, wo auch am Sakrum mehrere Wirbel (bis zu 6, sogar 10) teilnehmen, Verwachsungen als besondere Anpassungen vor und sollen auch dort besprochen werden.

Als besondere Eigentümlichkeit wäre noch die Querteilung der Schwanzwirbel zu erwähnen, die *Sphenodon* mit vielen Sauriern teilt (s. Fig. 109).

Die oberen Bögen sind bei jungen Rhynchocephalen durch Suture mit den Wirbelkörpern verbunden, wie bei Krokodilen und Schildkröten das ganze Leben, im Alter fest mit ihnen verwachsen, wie bei allen Lacertiliern. Über dem Rückenmark verschmelzen sie zu den kräftigen oberen Dorn-

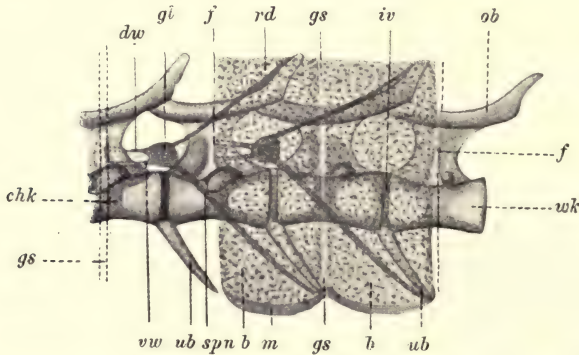


Fig. 109. Schwanzwirbel eines Sphenodonembryos. (Nach Schauinsland aus O. Hertwig.) *b* dicke Gewebsschicht, die die Wirbelsäule umgibt; *gs* Abgrenzung innerhalb derselben, durch die Anordnung der Zellen bedingt. Beim Brechen des Schwanzes liegt hier die Bruchstelle, die den Wirbel (*wk*) in zwei durch eine Furche (*f*) markierte Hälften zerlegt und bis zum Chordaknorpel (*chk*) einschneidet; *ob* obere; *ub* untere Bögen; *spn* Spinalnerv; *gl* Spinalganglion; *vw* und *dw* dorsale und ventrale; *dw* dorsale Wurzel desselben.

fortsätzen, die bei Sphenodon vorne mehr leistenförmig, hinten mehr spitzig sind. Als Abweichungen von dieser normalen Form sei erwähnt, daß die oberen Dornfortsätze der Halswirbel von Lacerta am freien Ende gegabelt

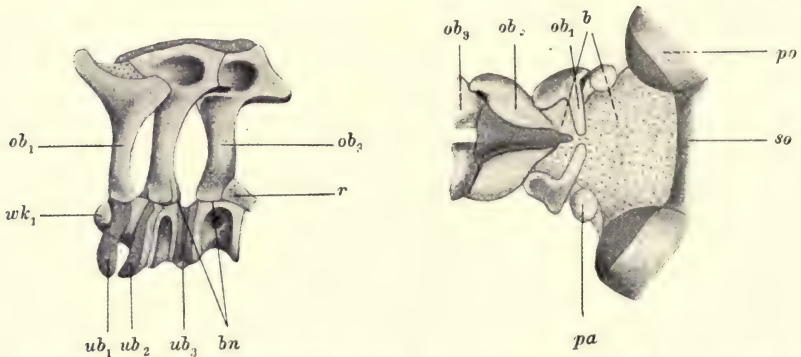


Fig. 110 und 111. Die ersten Halswirbel zweier Sphenodonembryonen. Fig. 110 von der Seite, Fig. 111 von oben. (Nach Schauinsland aus Hertwig.)

*wk1* erster Atlaswirbelkörper; *ub* untere Bögen; *ob* obere Bögen; *o* Rippe; *bn* Naht zwischen oberen Bögen und Wirbelkörpern; *pa* Proatlas.

sind, sich bei einigen Sauriern an den Rückenwirbeln zu soliden Stützen des hohen Rückenbogens verlängern (*Lophura amboinensis*) und bei außerordentlicher Länge gar eine Anzahl Querfortsätze entwickeln (*Naosaurus*).

Als weitere Anhänge der Wirbelkörper seien noch Reste der unteren



Bögen erwähnt, die sich mit Vorliebe an den (ersten) Halswirbeln und den Schwanzwirbeln finden, und die Processus transversi.

Eine besondere Beachtung verdienen die beiden ersten Halswirbel, der Atlas und Epistropheus, da sie bei den Amnioten eine von den Anamiern völlig abweichende Ausbildung zeigen.

In der Entwicklung kommt ein Zeitpunkt, wo sich am Atlas die oberen Bögen vom Wirbelkörper lösen und sich mit den unteren Bögen zu einem Ring vereinigen (s. Fig. 110 u. 111). Der freigewordene Körper verschmilzt mit dem Epistropheus, dessen Zahnfortsatz bildend. Indem er nun als ein zapfenförmiger Körper in den Atlasring hineingreift, bildet er

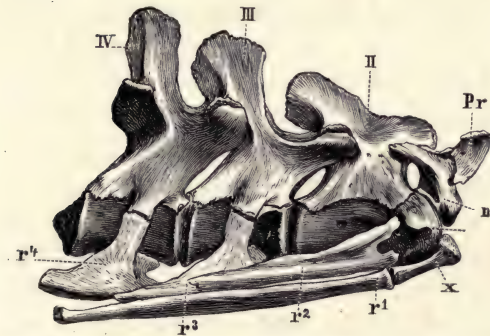


Fig. 112. Die vier vordersten Halswirbel von *Crocodilus*.  
(Nach Zittel.)

*Pr* Proatlas; *n* Seitenstück; *x* Basalstück des Atlas;  
*p* od. Processus odontoides. II, III, IV zweiter bis  
vierter Halswirbel; *r*<sub>1</sub> bis *r*<sub>4</sub> Rippen.

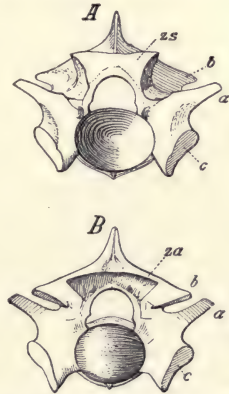


Fig. 113. Wirbel von *Python*.  
(Nach Gegenbaur.)

*A* von vorn; *B* von hinten; *ab* Zygapophy-  
sen; *c* Rippengelenk; *zs* Zygosphe; *za*  
Zygantrum.

mit diesem das Atlas-Epistropheus-Gelenk, ein typisches Drehgelenk, eine Bildung, die für alle Amnioten gleich ist.

Bei *Sphenodon*, bei den Krokodilen (s. Fig. 112) bei *Chamaeleo* und bei einigen anderen meist ausgestorbenen Reptilien findet man dorsal zwischen dem oberen Bogen des Atlas und dem Hinterhaupt ein kleines unpaares Knochenstück, das allerdings meist paarig angelegt wird (bei manchen Sauropoden dauernd getrennt). Man sieht darin Reste der oberen Bögen eines verlorengegangenen, vor dem Atlas gelegenen Wirbels, dessen ebenso stark oder noch stärker reduzierter Wirbelkörper mit dem Zahnfortsatz des Epistropheus verschmolzen sein soll. Dementsprechend ist das Stück Proatlas genannt worden.

Außer den gelenkigen Verbindungen der Wirbelkörper (nur bei den Krokodilen kommt es zu einer Art knorpeliger Zwischenwirbelscheiben zwischen den Wirbelkörpern) sind die Wirbel noch verbunden durch Gelenkfortsätze, die von den oberen Bögen ausgehen (Zygapophysen).

Bei den Schlangen (s. Fig. 113) und einigen Lacertiliern (*Iguana*) und

Pythonomorpha) kommt es jedoch noch zu einer weiteren Verbindung, nämlich dort, wo die oberen Bogen zusammenstoßen, senkt sich ein medianer Vorsprung (Zygosphen) in eine Vertiefung (Zygantrum) des vorhergehenden Wirbels.

Mit Ausnahme der letzten Schwanzwirbel können bei den Reptilien sämtliche Wirbel Rippen tragen. Doch fehlen sie am Hals der Schildkröten, am Schwanz der Pterosaurier und den drei ersten Halswirbeln von Sphenodon und einigen Sauriern. Der erste Halswirbel trägt wohl nur bei den Krokodilen eine Rippe.

Die mit dem Brustbein verbundenen „wahren“ Rippen bestehen bei Sphenodon und den meisten Reptilien aus zwei gelenkig miteinander verbundenen Teilen, dem vertebralen und dem sternalen; bei manchen Sauriern findet sich dazwischen noch ein kleiner dritter. Die Rippen sind bei Sphenodon wie bei Eidechsen, Schlangen und einigen ausgestorbenen Reptilien einköpfig, bei anderen ausgestorbenen und den Krokodilen zweiköpfig. Bei Sphenodon, einigen Krokodiliern und Dinosauriern besitzen sie etwa in der Hälfte der Länge nach hinten und oben gerichtete Fortsätze. Bei den Schildkröten bilden sie breite Knochenplatten zur Stütze des Panzers (s. S. 299).

Das Brustbein hat bei Sphenodon die Form einer einfachen rhombischen Knorpelplatte. Dies ist die eine Form des Reptiliensternums. Bei einer anderen läuft es in einen paarigen Fortsatz (Xiphisternum) aus oder läßt bei noch anderen schon Zeichen von Rückbildung erkennen. Das Sternum selbst ist ein Produkt der Rippen, und wir können in seiner Ausbildung mit Gegenbaur und Fürbringer schon eine Anpassung an das Landleben finden, insofern als nämlich der durch das Landleben stärker in

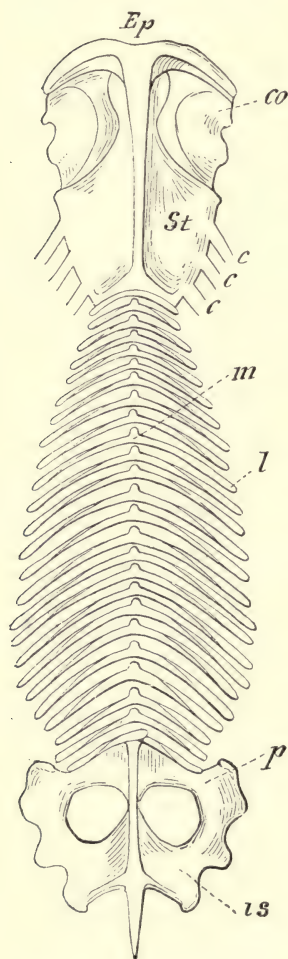


Fig. 114. Bauchrippen eines Schultergürtels von *Sphenodon punctatum*.

*Ep* Epicoracoid; *co* Coracoid;  
*St* Sternum; *c* Rippen; *m* mittlere;  
*l* seitliche Stücke der Bauch-  
rippen; *p* Pubis; *is* Ischium.

Anspruch genommene Schultergürtel sich stärker auf die Rippen stützte, diese aber ihrer Aufgabe als Stützapparat besser nachkommen konnten, wenn eine Anzahl von Rippen einen festen Verband bildeten. (Vgl. sein Fehlen bei Wasserreptilien, wie Ichthyosauriern, Plesiosauriern Fig. 205, S. 331.)

**Extremitätengürtel eines Extremitäten.** Ein häufig auf und vor dem Brustbein liegender, meist T-förmiger Knochen, das Episternum, gehört wohl zum



Schultergürtel (s. Fig. 114). Davon abgesehen, können wir am Schultergürtel jederseits drei Teile unterscheiden: einen dorsal von der Gelenkpfanne für den Oberarm gelegenen, das Schulterblatt (Scapula), und zwei ventrale, von denen das hintere als Rabenbein (Coracoid), das vordere als Schlüsselbein (Clavicula) bezeichnet wird. Das Coracoid trägt entweder allein oder mit der Scapula zusammen, wie bei *Sphenodon*, die Gelenkpfanne für den Oberarm. Beide Knochen können vollständig zu einer Knochenspange miteinander verschmelzen, wie bei *Sphenodon*, oder durch eine Suture getrennt bleiben. Letzterer Zustand ist wohl der ursprüngliche. Denn obwohl beide aus einer gemeinsamen Knorpelplatte entstehen, verknöchern sie doch von verschiedenen Zentren aus, und bei einem eben ausgeschlüpften Exemplar von *Sphenodon* sind beide noch getrennt. Ihre Ausbildung ist eine sehr mannigfaltige. Die Scapula verbreitert sich gewöhnlich nach oben zu dem knorpeligen oder verkalkten Suprascapulare.

Das Coracoid, bei *Sphenodon* und den meisten Reptilien eine solide Platte, ist bei den Sauriern (mit Ausnahme von Chamäleon) von Löchern durchbrochen. Der dorsale Abschluß dieser Löcher wird von einem als Procoracoid bezeichneten Fortsatz des Coracoids gebildet, der vordere ist als Epicoracoid bezeichnet worden. Doch besteht dafür, ebenso wie für das Suprascapulare, kein zwingender Grund, ihm eine größere Selbständigkeit zuzubilligen.

Ist ein Brustbein vorhanden, so artikuliert das Coracoid mit ihm, sonst kann dieser Knochen auch ventral frei enden, wie bei den Schildkröten, oder mit dem der anderen Seite in der Mitte zusammenstoßen (*Sauropterygier*) oder das Episternum berühren (*Ichthyosaurier*, *Coracoidea* und *Episternum*, verbunden nach *Goette*).

Während sich diese Knochen bei allen Reptilien mit Vorderextremitäten finden, können die noch übrigen Knochen fehlen. Bei *Sphenodon* heftet sich an einen Vorsprung (*Processus clavicularis* s. *Akromion*) des Vorderrandes des Schulterblattes die Clavicula als eine schmale, rundliche, ihm parallel laufende Leiste, die sich bald mit den Seitenästen des T-förmigen Episternums verbindet.

Sonst können bei den Reptilien die Formverhältnisse und Verbindungen der Clavicula sehr wechselnde sein. So kann sie sich gegen das mediale Ende zu einer von einem Fenster durchbrochenen Platte erweitern (*Scincus*, *Hemidactylus*, *Lacerta*). Sie kann sich jedoch, ohne die Verbindung mit dem Episternum aufzugeben, vor ihm mit der anderen Seite in der Mitte treffen, was schon an Vögel erinnert. Ihr Fehlen bei Chamäleon, Pterosauriern und Krokodilen ist wohl kein ursprüngliches, da bei den Embryonen der letzteren Anlagen davon gefunden sind. Ob den Schildkröten eine Clavicula zuzuschreiben ist, hängt von der Auffassung des vorderen der beiden ventralen Stücke ab; während nämlich über die





mit seinen Carpalia, den mittleren Metacarpus mit den Metacarpalia, und die distalen Finger mit den Phalangen. Den ursprünglichen Zustand finden wir noch bei *Sphenodon*embryonen. Hier enthält die proximale Carpalreihe drei Knöchelchen (Radiale, Intermedium, Ulnare), die distale fünf Carpalia, deren jedes ein Metacarpale trägt. Zwischen proximaler und distaler Reihe finden sich zwei, in Ausnahmefällen drei Centralia (bei Erwachsenen stets zwei).

Zu diesen Knochen kann noch ein akzessorisches Stück am ulnaren Rande kommen, das bei Sauriern stets am Ulnare, bei Schildkröten am Carpale V sitzt.

Dies ist der Bau des primitiven Carpus, wie er sich, allerdings meistens mit nur einem Centrale, auch noch bei verschiedenen Sauriern und Schildkröten findet. Aus ihm lassen sich ungezwungen die übrigen Formen, wie sie in Anpassung an verschiedene Lebensweisen entstanden sind, ableiten. Es handelt sich dabei um mehr oder weniger umfangreiche Verwachsungen, als deren Folge dann wenige Knochen, bis zu vier herab (s. Fig. 117) (*Varanus*, *Crocodylus*), beim fertig ausgebildeten Tier erscheinen.

Auf die fünf Metacarpalia folgen bei *Sphenodon*, wie bei allen Sauriern mit wohlentwickelten Extremitäten, zwei Phalangen am ersten, drei am zweiten und fünften, vier am dritten und fünf am vierten Finger, bei den Krokodilen hat der vierte Finger vier Phalangen. Bei den Schildkröten ist die Zahl der Phalangen wechselnd, bei einigen ausgestorbenen Meersauriern tritt eine Hyperphalangie ein, die bei den Anpassungen an das Wasserleben besprochen wird<sup>1)</sup>.

Die hintere Extremität besteht ebenso wie die vordere aus vier Abschnitten. Aber im Gegensatz zum Schultergürtel heftet sich der Beckengürtel (s. Fig. 114) fest an das Achsenskelett an und



Fig. 117. Rechte Hand von *Alligator lucius*. (Nach Gegenbaur.)

U Ulna; R Radius; p Pisi-  
forme; u Ulnare; r Radiale;  
c Carpalia; 1—5 erster bis  
fünfter Finger.

<sup>1)</sup> Neuerdings neigt Abel dazu, eine vierfingerige Hand als ursprünglich anzusehen, indem er sich darauf stützt, daß bei allen Stegocephalen, Urodelen und einigen der ältesten Reptilien (*Isodectes*) die Hand nur vier Finger, und zwar den zweiten bis fünften der Reptilienhand besessen habe. Es sollte danach der Daumen eine Neuerwerbung der Reptilien und Urodelen sein. Doch scheint mir dies mehr als zweifelhaft. Auch ist wohl die Deutung der fossilen Funde nicht immer ganz klar. So wird die Reihenfolge der Finger eines Stegocephalen, *Ceraterpeton galvani* Huxley, von Abel gerade umgekehrt angenommen wie von A. Smith-Woodward, der das betreffende Stück zuerst beschrieb; beide geben allerdings die Fingerzahl übereinstimmend als vier an. Nun finde ich in der Abbildung Smith-Woodwards vor dem Metacarpale,

seine drei Knochenpaare nehmen an der Bildung der Gelenkpfanne (Acetabulum) teil, nur bei Krokodilen und Pterosauriern sind die Schambeine davon ausgeschlossen. Ebenso wie am Schultergürtel unterscheiden wir auch am Beckengürtel drei Knochen, einen dorsal und zwei ventral von der Hüftpfanne gelegene.

Das dorsale Stück, das Darmbein (Ileum), ist ein langer, schmaler Knochen, der eine der Wirbelsäule parallele horizontale, an den Sakralwirbeln abwärts geneigte Lage besitzt. Er heftet sich bei Lebenden stets nur an zwei Sakralrippen an, bei Fossilien kann deren Zahl bis auf sechs steigen. Am Acetabulum nimmt er stets die dorsale Partie ein.

Von den ventralen Stücken bildet das hintere, das Sitzbein (Ischium), den hinteren ventralen, das Schambein (Pubis) den vorderen ventralen Umfang des Acetabulum; beides sind flache, platte Knochen. Nur bei Krokodilen löst sich sekundär das Pubis am acetabularen Ende aus dem gemeinsamen Beckenknorpel, so daß der ganze ventrale Teil der Hüftpfanne allein vom Ischium gebildet wird. Die Sitzbeine und Schambeine der einen Seite treffen mit denen der anderen Seite in einer Symphyse zusammen (in seltenen Fällen kommt es zu keiner Symphyse der Schambeine, z. B. beim Gavial, Uraniscodon plica und einigen Dinosauriern). Der von diesen vier Knochen eingeschlossene Raum wird bei den Schildkröten als Foramen obturatorium bezeichnet, weil der Nervus obturatorius hindurchgeht. Bei den übrigen Reptilien aber tritt der Nervus obturatorius s. diazonalis durch eine besondere Öffnung des Pubis (Canalis diazonalis), weshalb man hier das in Rede stehende Fenster als Foramen cordiforme bezeichnet. Da es aber nicht zugänglich erscheint, dasselbe morphologische Gebilde in derselben Tierklasse mit zwei Namen zu bezeichnen, werde ich hier immer den letzteren anwenden.

Schambein und Sitzbein treten bei Sphenodon durch ein Ligament miteinander in Verbindung; dieses kann verknöchern, wodurch das Foramen cordiforme in zwei Foramina cordiformia geteilt wird.

Außer diesen drei konstanten Stücken treten am Becken noch zwei Knochen auf, die sich nicht bei allen Reptilien finden. In der Sehne, welche den Rand der Kloakenöffnung mit der Symphysis ossium ischii verbindet, kann, dieser aufgelagert, eine Verknöcherung entstehen, das Hypoischium. Ein vorn in der Schambeinsymphyse liegendes unpaares Knochenstück wird als Epipubis bezeichnet. Es kann bei *Emydura macquarrii* sehr lang werden. Ob zwei kleine paarige Knöchelchen, welche bei Chamäleon in

---

das den von ihm als zweiten, von Abel als fünften gedeuteten Finger trägt, noch Spuren eines Knochens, die nach meiner Meinung nur als Rest eines fünften Metacarpale, d. h. wenn Smith-Woodward im Recht ist, als Rudiment eines Daumens gedeutet werden können. Freilich ist zu bemerken, daß bei Urodelen auch embryonal ein Daumen nicht angelegt zu werden scheint.



derselben Gegend liegen, ebenfalls als Epipubis anzusprechen sind, ist noch zweifelhaft.

Bei fossilen Reptilien, deren Beckenbau als Anpassung an bestimmte Lebensweise manche Besonderheiten aufweist und später besprochen werden soll, findet sich noch ein dritter ventraler Fortsatz des Beckens. Es handelt sich um einen Auswuchs des Pubis, das Postpubis. Die dadurch erzeugte Ähnlichkeit mit dem Vogelbecken ist nur eine scheinbare, da sich bei den Vögeln der dritte Fortsatz vom Ileum aus entwickelt.

Der Oberschenkel ist ein zylindrischer, nach beiden Enden verbreiteter Knochen (Femur), dessen kugelig oberer Gelenkkopf in das Acetabulum paßt. An der Übergangsstelle zum Halse stehen die beiden Rollhügel, der äußere Trochanter major, der aber bei den Sauriern kleiner (bei Schild-

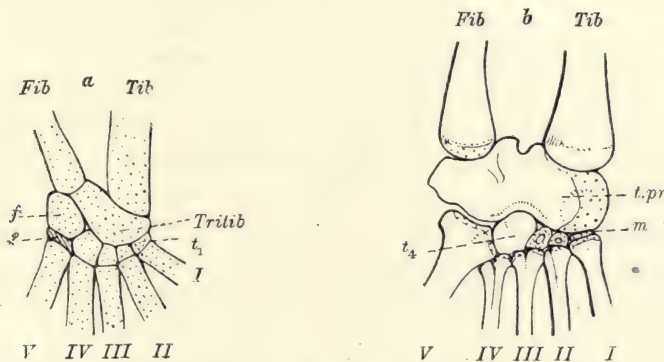


Fig. 118 u. 119. Entwicklung des Tarsus von Sphenodon. (Nach Schauinsland aus O. Hertwig.)  
Fig. 118 Embryo; Fig. 119 altes Tier; Bindegewebsverdichtung; Tritib=Tritibiale=Intermedium  
+ Tibiale + Centrale; *m* knorpeliger Meniskus im Gelenke; *t.pr* Tarsale proximale;  
I–IV Metatarsalia.

kröten häufig [*Chelydæ*, Land- und Seeschildkröten] größer) ist als der innere Trochanter minor, und bei Krokodilen und Sphenodon fehlt, wo nur der innere vorhanden ist. Die beiden Condyli des unteren Endes (Condylus externus s. Epicondylus und Condylus internus s. Epitrochleus) sind meist gleich groß, nur bei den Sauriern ist der innere der größere.

Eine Patella ist meist vorhanden, wenn auch oft sehr klein. Sie fehlt den Krokodilen und vielleicht auch Sphenodon.

Von den beiden Knochen des Unterarms ist das vorn gelegene Schienbein (Tibia) stets stärker als das hinten gelegene Wadenbein (Fibula).

Der Tarsus zeigt nirgends mehr die primitiven Verhältnisse wie die Hand. Bei allen lebenden Reptilien, mit Ausschluß der Krokodile, besteht die proximale Reihe nur aus einem einzigen Knochenstück. Es gelang aber Schauinsland, bei Embryonen von Sphenodon (s. Fig. 118 und 119) zu zeigen, daß auch hier ursprünglich drei Knochen bestanden. Ein unter der Fibula liegendes getrenntes Fibulare, selbst ein oder zwei

getrennte Centralia und die fünf Tarsalia distalia sind leicht an Embryonen nachweisbar. Ein getrenntes Intermedium und Tibiale konnte nur in einem Falle nachgewiesen werden. Somit besteht der große proximale Knochen aus dem verwachsenen Tibiale, Intermedium, Fibulare und Centrale. Wo die Hinterextremität zur Flosse umgewandelt ist, erscheinen alle drei Knochen bisweilen selbständig.

Bei den Krokodilen jedoch (und einigen Dinosauriern) finden wir hier zwei Knochenstücke. Es bleibt das Fibulare zeitlebens als ein getrennter selbständiger Knochen bestehen und hat hier durch einen hinteren Auswuchs eine weitergehende Spezialisierung erfahren, indem es als Calcaneus entwickelt ist.

Auch in der distalen Reihe treten Verwachsungen ein, weniger bei den Schildkröten, wo noch entweder alle fünf getrennt bleiben oder höchstens Tarsale III und IV (nach anderen IV und V, dann müßte aber die fünfte Zehe bei einigen vier Phalangen haben) verschmelzen.

Bei den übrigen Reptilien verschmelzen ebenfalls die Knochen der distalen Tarsalreihe in verschiedener Ausdehnung miteinander, so daß als Endresultat dieses Prozesses die distale Reihe nur zwei oder drei Knochen enthält.

Wichtiger aber als diese Verschmelzungen ist die Verlagerung des Sprunggelenkes mitten in den Tarsus hinein. Diese kommt dadurch zustande, daß sich die Knochen der zweiten Reihe unbeweglich mit den Metatarsalia verbinden und zwischen ihnen und denen der ersten Reihe, die sich an Tibia und Fibula anschließen, eine gelenkige Verbindung hergestellt wird.

Es ist dies eine auffallende Vogelähnlichkeit, die bei einigen ausgestorbenen Formen (Stegosaurier) dadurch noch größer wird, daß die Tibia mit ihrem Tarsalknochen verschmilzt. Bei Ceratosaurus kommt es sogar zu einer (krankhaften? B a u r) Verschmelzung der drei mittleren Metatarsalia, und bei Ornithomimus ist, wie bei den Vögeln, Metatarsale III proximal verschmälert und hinter die beiden seitlichen gedrängt.

**Schädel.** Der Betrachtung des primitiven Reptilienschädels können wir nicht den von Sphenodon zugrunde legen, da er trotz mancher ursprünglichen Merkmale doch schon verschiedene Anpassungserscheinungen zeigt. Als ursprünglich haben wir, wie dies für Deutschland wohl zuerst Döderlein vertrat, neuerdings aber Ja e c k e l ganz besonders betont, einen Schädel anzusehen, wo die knorpelige Schädelkapsel vollständig von einem äußeren Kopfpanzer umgeben ist, der nur fünf Lücken freiläßt, je zwei für Auge und Nase und eine für das Scheitelloch. Es ist dies ein Zustand, wie ihn unter den Fischen die Placodermi, manche Dipnoi, zahlreiche ältere Teleostomi und zahlreiche Stegocephalen unter den Amphibien aufweisen. In einem fortgeschritteneren Zustand verknöchert die vorn offene Schädelkapsel zum Teil, doch bleibt der äußere geschlossene Panzer noch vollständig



erhalten. Diese Ausbildung zeigen noch in ganzer Ursprünglichkeit Polypterus und Lepidosteus unter den Fischen und viele Stegocephalen unter den Amphibien. Vollkommen tritt uns dieser Kopfpanzer bei den Pareiosauria, ausgestorbenen Reptilien (Therapsida) aus der südafrikanischen Trias entgegen (s. Fig. 155). Etwas modifiziert, indem einzelne Knochen verlorengegangen, andere verwachsen sind, finden wir dann den Kopfpanzer noch heute bei einigen Schildkröten (s. Fig. 153).

Aus der knorpeligen Hirnkapsel sind am Schädel folgende Knochen hervorgegangen und werden deshalb als primäre den Hautknochen oder sekundären gegenübergestellt.

Zunächst wird die Hinterwand des Schädels von vier primären Knochen eingenommen, von denen bei ursprünglicher Lagerung das Supraoccipitale den Oberrand, die Exoccipitalia den Seitenrand und das Basioccipitale den Unterrand des Hinterhauptsloches bilden. Doch können gelegentlich Supraoccipitale und Basioccipitale davon ausgeschlossen sein. Das Basioccipitale bildet entweder allein oder meistens zusammen mit den Exoccipitalia den dann dreiteiligen, kugeligen, unpaaren Condylus, der das Hinterhaupt gelenkig mit dem Atlas verbindet. Gelegentlich ist jedoch die mittlere basiokzipitale Partie des Condylus unterdrückt. Und wir erhalten dann einen zweiteiligen Condylus (Cynognathus). Diese und entsprechende Befunde bei Säugetieren zeigen, daß zwischen der Monocondylie bei Reptilien und Dicondylie bei Säugetieren keine prinzipiellen, sondern nur graduelle Unterschiede bestehen. Supraoccipitale und Basioccipitale greifen beide auf die Ober- bzw. Unterseite des Schädels über. Auf dem Schädeldach folgen nun nach vorn nur noch Deckknochen, während an der Schädelbasis noch als primärer Knochen sich das Basisphenoid nach vorn anschließt.

Dazu kommen noch als primäre Knochen in der Ohrgegend die Opisthotica, die Prootica, Alisphenoidea bei Krokodilen und bei ihnen und Schlangen vielleicht noch Epiotica und Ossifikationen des Visceralskeletts, nämlich das Quadratum und das Epipterygoid. Letzteres, auch Columella genannt, ist ein den kionokranen Sauriern (fehlt z. B. den Chamäleon und Amphisbänen) eigentümlicher Knochen, der vom Parietale zum Pterygoid zieht. Nicht zu verwechseln damit ist die gleichfalls dem Visceralskelett angehörige Columella der Gehörgegend, die in zwei gelenkig miteinander verbundenen Teilen, Stapes und Extracolumella, verknöchern kann.

Von Deckknochen, die ursprünglich alle paarig sind, finden sich auf dem Schädeldach von vorn nach hinten Parietale, Frontale, Nasale (fehlt den meisten Schildkröten, nur bei Chelydidae, mit Ausnahme von Chelys, vorhanden).

In der Seitenwand des Schädels finden wir zunächst hinter dem Auge die Schläfe ursprünglich vollständig überbrückend: Postfrontale, Post-

orbitale, Supratemporale, Squamosum, Jugale, Zygomaticum und Quadratojugale, vor dem Auge Lacrimale<sup>1)</sup>, Adlacrimale und Maxillare. Die letzteren bilden gleichzeitig den Rand der Mundhöhle, deren Dach ebenfalls von Belegknochen gebildet wird, und zwar dem stets paarigen Transversum, Pterygoid und Palatinum, während der vorn gelegene Vomer bald paarig (Saurier [bei manchen sekundär verwachsen]), bald unpaar (Schildkröten) auftritt. Vor dem Basisphenoid finden sich mit diesem verwachsen meist Reste eines Deckknochens, des bei Fischen und Amphibien mächtig entwickelten Parasphenoids.

Zu diesen Verknöcherungen des Oberschädels kommen noch die Knochen im Gebiete des Unterkiefers: das Articulare als primärer Knochen, das Dentale, Angulare, Supraangulare, Präoperculare (kann fehlen: Sphenodon und Schildkröten, mit Ausnahme der Chelydidae), Postoperculare, Complementare als Deckknochen und ferner die Ossifikation des Cornu branchiale primum des Zungenbeins als primäre Verknöcherung.

Wichtig ist, daß bei den Squamata und den Dinosauriern die Schädelknochen beweglich sein können. Durch besondere Muskeln können die Pterygoidea von hinten nach vorn gezogen werden. Dadurch wird der Oberkiefer und die Nasenkapsel nach oben gedrückt und so das Schädeldach durchgebogen. Diese Durchbiegung findet entweder zwischen Parietale und Supraoccipitale, z. B. Lophura, Iguana, Lacerta (metakinetischer Schädel Versluy s) oder wo infolge fester Verwachsung dieser Schädelknochen dies nicht möglich ist, wie bei Creosaurus, Allosaurus und den kretazeischen Dinosauriern, weiter vorn etwa in der Mitte des Schädeldaches (mesokinetischer Schädel Versluy s) statt. Zu diesem Typus gehören auch die Schlangen (vgl. S. 302) und Vögel, wo die Bewegung hinter dem Oberkiefer statthat. Schließlich können auch beide Bewegungsarten an einem Schädel vorkommen, z. B. Uromastix, Tupinambis (amphikinetischer Schädel Versluy s). Die Bewegungslosigkeit bei Sphenodon ist nach Versluy s kein ursprünglicher Zustand, sondern erst in allerjüngster Zeit erworben, da bei den Embryonen die zur Bewegung dienenden Muskeln noch angelegt werden.

Diese Knochen (einige knöcherne Elemente mehr akzessorischer Natur sind dabei nicht berücksichtigt) setzen in wechselnder Anzahl und Ausbildung den Schädel der Reptilien zusammen.

Sphenodon (s. Fig. 157) besitzt sie noch fast alle als Zeichen seiner Ursprünglichkeit, aber die Verbreiterung der Knochen des Gaumendaches (als Anpassung an die halbamphibische Lebensweise s. dort S. 334), wobei es fast zum

<sup>1)</sup> Ich verstehe hier im Anschluß an Gaupp, Das Lacrimale des Menschen und der Säuger und seine morphologische Bedeutung, Anat. Anz. 36. Bd. 1910, S. 529, unter Lacrimale den von älteren Autoren Präfrontale genannten Knochen, während ich bisherige Lacrimale als Adlacrimale bezeichne.



vollständigen Verschuß kommt, und die Schläfendurchbrüche (Anpassung an das Landleben s. S. 302) lassen doch den Schädel nicht mehr als primitiven Reptilienschädel erscheinen. *Chelonia* besitzt zwar noch die vollständig überbrückte Schläfe und mag so dem ursprünglichen Reptilienschädel sehr ähnlich sehen, doch ist die Zahl der Knochen, wie ein Blick auf die Fig. 155 zeigt, schon stark reduziert. Und der Gaumen zeigt bei den Schildkröten schon als Anpassung an das Landleben noch zu besprechende stark veränderte Formen. Denn als ursprünglich müssen wir doch eine Ausbildung ansehen, wo Pterogoid, Palatinum und Vomer eine einzige den Kiefern parallele Reihe bilden, wie es uns unter den Eidechsen z. B. *Varanus* (s. Fig. 228) noch in voller Reinheit zeigt. Sein bewegliches Quadratum läßt allerdings auch hier schon Veränderungen erkennen. Auf jeden Fall können wir uns mit Hilfe dieser drei Formen und den ausgestorbenen Pareiosauriern das Bild eines primitiven Reptilienschädels, wie es aus der vorstehenden Beschreibung hervorgeht, rekonstruieren.

## 2. Verdauungstraktus.

Zwischen den Knochen des Oberschädels und des Kiefers liegt die Mundhöhle, welche den Eingang in das Darmsystem bildet. Dieses besteht aus Vorder-, Mittel- und Enddarm. Der Vorderdarm ist gegen den Mitteldarm durch die Mündungsstelle der Leber und des Pankreas, dieser gegen den Enddarm durch die Blinddarmbildung abgegrenzt.

Aus dem Vorderdarm entsteht Mundhöhle, Pharynx, Ösophagus und Magen.

**Gebiß.** Die Mundhöhle ist nach außen durch die Lippen abgegrenzt. Schon an ihrem Anfang beginnen die Organe der Ernährung mit den Zähnen. Dies sind in ihrer einfachsten Form harte, kegelförmige, ganz

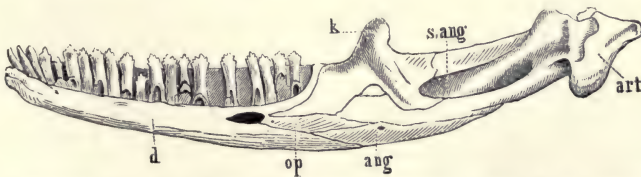


Fig. 120. Unterkiefer von Iguana mit pleurodonten Zähnen. (Nach Cuvier aus Zittel.)  
*d* Dentale; *op* Operculare; *ang* Angulare; *art* Articulare; *sang* Supraangulare; *k* Coracoidfortsatz.

gleichmäßige Gebilde, die entweder mit dauernder Pulpa (coelodont) versehen oder solide (pleodont) sind. An jedem Zahn unterscheidet man Krone und Wurzel; diese kann mit ihrer Basis auf dem Knochen festgewachsen (akrodont), seitlich am vorragenden Kiefferrand befestigt (pleurodont) (s. Fig. 120) und in Alveolen eingeklebt (theodont) sein. Die Mitte zwischen den letzten beiden Zuständen hält Iguanodon, bei dem die Zähne in

nach innen offenen Alveolen stecken. Ursprünglich kann die gesamte Mundschleimhaut, soweit sie knöcherne Grundlagen hat, Zähne produzieren. Nur auf den Sphenoidknochen fehlen sie stets. Dieses „Gaumengebiß“, das vorwiegend den phyletisch älteren Formen zukommt, wird aber bei



Fig. 121. Alligatororkiefer aufgeschnitten mit Ersatzzähnen.  
(Nach Owen aus Zittel.)

den höheren Formen stark eingeschränkt und ist schließlich nur auf die Kiefer beschränkt, wie bei Krokodilen, wo die Zahl der Zähne allerdings noch eine sehr große ist. Sie kann dann noch weiter zurückgehen bis auf zwei (Dicynodon) oder gänzlich Fehlen (Oudenodon, Baptanodon, Pteranodon, Schildkröten). In diesem Falle tragen die Kiefernänder harte, scharfe Hornschneiden, die allerdings bei einer Schildkrötengattung, den fleischfressenden Trionychoidea, wieder von weichen Lippen überwuchert sind. So zeigt das Gebiß in der Ausbildung alle Übergänge von den Amphibien zu den Säugetieren und Vögeln. Ebenso mannigfach ist auch die Zahnform, der

Owen eine eingehende Untersuchung gewidmet hat. Sie soll als Ausdruck der Anpassung an bestimmte Nahrungsform an dieser Stelle (S. 357) erörtert werden.

Bei *Sphenodon* finden sich die kegelförmigen, seitlich komprimierten Zähne auf den Kiefern und auf dem Palatinum in zwei parallelen Reihen,

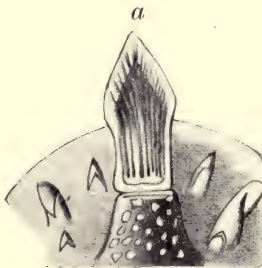


Fig. 122. Embryo von *Lacerta vivipara* mit Eizahn (a). (Nach Hoffmann.)

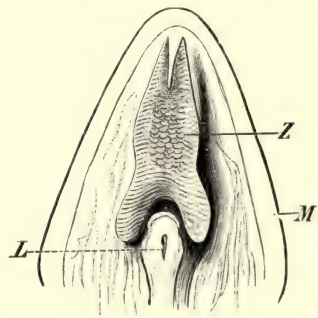


Fig. 123. Zunge von *Lacerta*. L Larynxzugang; M Mandibel; Z Zunge.

die eine Längsfurche bilden. In diese greifen die in einer Reihe stehenden Zähne des Zwischenkiefers ein. Dazu kommen noch in der Jugend Zähnchen auf dem Vomer.

Ein Zahnersatz findet meist während des ganzen Lebens statt, obwohl er auch bis zur Monophyodontie (Chamäleon, Theriodontier?) reduziert



werden kann. Er vollzieht sich meist in der Weise, daß sich der junge Zahn auf der Innenseite neben dem funktionierenden entwickelt und denselben allmählich verdrängt. Dies ist der Zahnersatz bei den Eidechsen und Schlangen. Er kann hier so schnell erfolgen, daß nach Kathariners Beobachtungen der Giftzahn der letzteren während des Sommers alle sechs Wochen gewechselt wird (vgl. S. 358 u. 359).

Bei Krokodilen (s. Fig. 121) entsteht der junge Zahn ebenfalls an der lingualen Seite seines Vorgängers. Erzeugt in der Wurzel eine Öffnung,

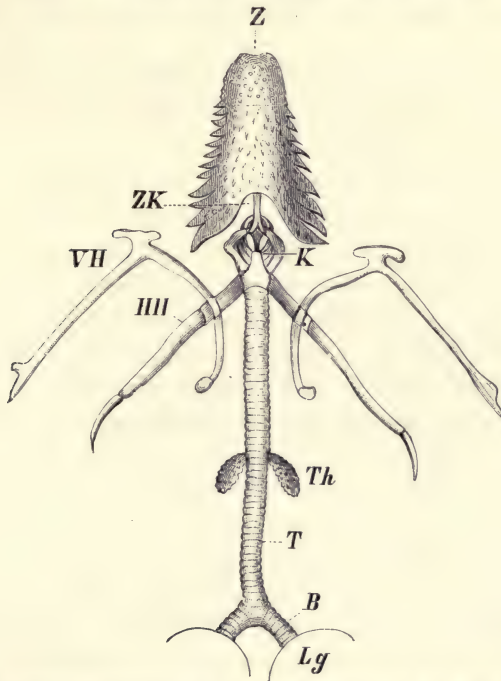


Fig. 124. Zunge, Zungenbeinapparat und Ductus respiratorius von *Phyllomedusa europaea*.  
(Nach Wiedersheim.)

B Branchien; K Kehlkopf; Lg Lunge; T Trachea; Th Glandula thyreidea; VH und III Coracium branchiale I und II; Z Zunge; ZK Os entoglossum.

durch die er sich in dessen Pulpa eindringt und ihn so mit fortschreitendem Wachstum herausstößt.

Bei den Zähnen ist noch des Eizahnes (nicht mit der Eischwiele zu verwechseln) zu gedenken. Es ist dies ein den wirklichen Zähnen entsprechendes Gebilde, das in der Prämaxille sitzt (s. Fig. 122) und horizontal aus dem Munde hervorragt und bald nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei abgeworfen wird. Er wird nach Rösers Untersuchung an der Kreuzotter paarig angelegt, aber nur der rechte kommt zur Entwicklung und dient zum Durchbrechen der Eischale.

**Zunge und Munddrüsen.** In der Mundhöhle befindet sich als zweites wichtiges Organ die Zunge (s. Fig. 123 u. 124). Ihre mannigfaltige Ge-

stalt ist ja speziell bei den Sauriern zur systematischen Einteilung benutzt worden. Wir unterscheiden, vom Einfacheren zum Komplizierteren fortschreitend: 1. *Crassilinguia*, deren dicke, kurze, vorne gerundete, mit schwacher Ausbuchtung versehene Zunge nicht vorgestreckt werden kann; 2. *Brevilinguia*, deren dicke, wenig vorstreckbare Zunge am Vorderrande verdünnt und mehr oder weniger ausgeschnitten ist; 3. *Fissilinguia*. Die dünne, ausstreckbare Zunge ist tief gespalten in zwei Spitzen; 4. *Vermilinguia*. Die Zunge ist weit vorschnellbar.

Die Zunge der Schlangen und Varaniden ist in eine Zungenscheide rückziehbar.

Die Oberfläche ist sehr verschieden ausgebildet: glatt, mit Papillen versehen, mit Furchen oder Leisten skulpturiert, sie enthält die Mündungen von Schleimdrüsen und Geschmacksknospen.

Es ist selbstverständlich anzunehmen, daß die feinere, so mannigfache Ausbildung mit der Lebensweise und Nahrung im Zusammenhang steht, ohne daß wir den bis jetzt in allen Fällen ergründen konnten.

Zwar scheinen Pflanzenfresser nur unter den *Vermilinguia* vorzukommen; da es aber unter ihnen auch Fleischfresser gibt, ist nicht einzusehen, warum die Zunge das eine Mal ein lang ausstreckbares Tastorgan geworden ist, das andere Mal nicht. Nur bei den Chamäleon steht ihre Ausbildung in unmittelbarem Zusammenhang mit der Lebensweise und wird dort seinerzeit besprochen (S. 355).

Gestützt wird die Zunge (s. Fig. 124) von einem knorpeligen Fortsatz des Zungenbeinkörpers: dem *Processus entoglossus*. Außer dem Zungenbeinkörper (*Copula*) kann man am Zungenbein zwei Paar Hörner, ein vorderes und ein hinteres, bei Schildkröten sogar noch ein drittes Paar unterscheiden. Bei den Schlangen kommt nur das hintere zur Entwicklung. Daran heften sich zwei Paar (bei Schlangen nur eins) Muskeln: der *Musculus genioglossus* (*Protraktor*), der von der Symphyse des Unterkiefers entspringt, sich an die hinteren Zungenbeinhörner und den lateralen Zungenrand inseriert, und der *Musculus hyoglossus* (*Retraktor*), der vom zweiten Hörnerpaar entspringt, an den Körper des Zungenbeins und den zentralen Teil der Zunge inseriert.

Außerdem enthalten namentlich die beweglichen Zungen der *Fissilinguia* und Schlangen noch ein kompliziertes System längs- und querlaufender Muskelzüge.

Von Drüsen finden wir bei voller Ausbildung in der Mundhöhle der Reptilien: obere und untere Lippendrüsen (*Glandulae labiales superiores* und *inferiores*). Der vorderste Teil der ersten Gruppe wird bei verschiedenen (Schlangen, einzelne Saurier) zur Schnauzendrüse, die hinterste Oberlippendrüse zur Giftdrüse. Nur bei *Heloderma horridum* geht die Giftdrüse aus der Unterkieferdrüse hervor. Dazu kommen die median unter der Zunge



gelegenen Glandulae sublinguales, deren vorderste, seröse sogar einen besonderen Muskelapparat, einen Protraktor und einen Kompressor, besitzen. Die hintere weist den Charakter der Schleimdrüsen auf. Dorsal in der Mitte des Gaumendaches stehen die Glandulae palatinae.

**Darm und Magen.** Von der Mundhöhle kommen wir nur bei den Krokodilen an einem Gaumensegel vorbei durch den sehr weiten Pharynx, den meist stark gefalteten Schlund in den länglichen, birnförmigen Magen, der eine mehr oder weniger deutliche Zweiteilung (bei *Sphenodon* nur durch Aufhören der Längsfalte) im Kardia- und Pylorusmagen erkennen läßt (bei Krokodilen besonders deutlich).

Der Magen ist bei den Krokodilen zu einem Muskelmagen, ähnlich dem

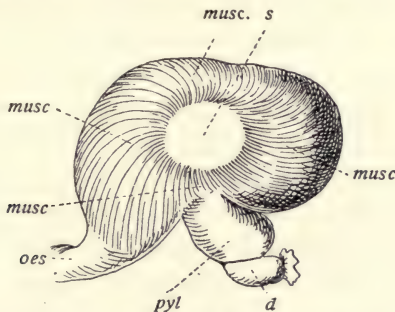


Fig. 125. Magen von *Crocodilus sclerops*. (Nach Carus und Otto aus Schimkewitsch.)  
*d* Darm; *musc* Muskeln; *oes* Oesophagus; *pyl* Pylorusabschnitt des Darms; *s* aponeurotische (sehnige) Scheibe, an welche sich die Muskeln ansetzen.

der Vögel, umgestaltet (s. Fig. 125). An der oberen und unteren Seite des Kardianteiles befindet sich je eine sehnige (aponeurotische) Scheibe, wovon starke Muskelfasern ausgehen. Die Ähnlichkeit dieses „Kaumagens“ mit dem der Vögel wird noch dadurch erhöht, daß auch die Krokodile seine Tätigkeit durch aufgenommene Steine erhöhen.

Durch eine Klappe ist der Magen gegen den Mitteldarm abgegrenzt, der als Dünndarm entwickelt ist und in den Enddarm übergeht, ohne daß es immer bei den Reptilien zur Bildung von Blindsäcken zu kommen scheint.

Die innere Bekleidung der Darmwand mit Flimmer- oder Pflasterepithel, die Ausbildung der Schleimhäute, Entwicklung von Drüsen ist eine sehr mannigfache. Wahrscheinlich steht sie im engsten Zusammenhang mit der Nahrung, ohne daß diese Beziehungen im einzelnen bis jetzt genau erforscht sind. Im allgemeinen kann man sagen, daß Fleischnahrung leichter und Pflanzennahrung schwerer zu verdauen ist, daß erstere also einen kurzen, letztere einen langen Darm erzeugt. Und die Fütterungsversuche an Kaulquappen, die *B a b a k* und *Y u n g* unternahmen (vgl. S. 185), scheinen das zu bestätigen. Auch die Untersuchungen, die *J o n e s* in den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts anstellte, sprechen für die Richtigkeit dieser Ansicht.

Das vermag aber gewisse andere Eigentümlichkeiten und Unterschiede oft sehr nahestehender Formen nicht zu erklären, z. B. den Unterschied in der Schleimhautbildung des Mitteldarms bei *Chelonia mydas* und *Chelonia imbricata*. Bei der ersteren bildet sie zahlreiche Falten, die nach hinten an Höhe und Mächtigkeit abnehmen, bei der zweiten zeigt sie vorn ein zierliches Maschenwerk von Fältchen, das sich allmählich in longitudinale Falten auflöst und im unteren Teil völlig verschwindet. Warum macht der Ösophagus von *Dermochelys* eine bei anderen Schildkröten nicht beobachtete Schlinge? Wie erklärt sich die verschiedene Form des Magens bei den Krokodilen? Und andere Fragen mehr. Hier gibt es noch viel aufzuklären; wir stehen erst ganz am Anfang der Erkenntnis.

Einiges Licht werfen L ö n n b e r g s Untersuchungen an Lacertiliern auf diese Verschiedenheiten. Zunächst einmal konnte der schwedische Forscher bei Pflanzenfressern in Übereinstimmung mit dem oben Mitgeteilten einen längeren Dünndarm als bei Fleischfressern feststellen. Bei ihnen findet sich auch meist ein Coecum, das den Insektenfressern in der Regel fehlt. Wo aber bei ihnen der Dickdarm kurz ist, kann auch ein Blinddarm vorhanden sein. Dies erklärt der schwedische Forscher so. Aus dem Inhalt des Darmes, der im vorderen Teile (Kolon) lose und feucht, im hinteren fast trocken sei, gehe hervor, daß dem ersteren eine absorbierende und austrocknende Funktion zukomme. Bei dem kurzen Dünndarm nun mögen noch verdauliche Teile in den Dickdarm kommen, so daß es für ihn von Vorteil ist, wenn die verdauende Oberfläche vergrößert werde. Dies geschehe durch eine exzentrische Ausstülpung, eben den Blinddarm. In ihm können auch schwerverdauliche Teile, wie Insektenbeine, länger aufbewahrt werden.

Starke Erweiterung dieses Teiles des Darmes (*Uromastix*) sei eine Anpassung an Pflanzenkost, da in dem so gebildeten Sack die Pflanzenteile durch Fermente von Bakterien gespalten und die Zellulose zersetzt werden könne.

Das Mesenterium, in dem der Darm aufgehängt ist, besitzt eine deutliche platte Muskulatur. Es bildet zwei serös häutige Säcke, den Herzbeutel und das Bauchfell. Dieses bekleidet auch die Lungen. Nur bei den Krokodilen bildet es zwei besondere, die Lungen einschließende Brustfellsäcke. Das Bauchfell ist bei den einheimischen Eidechsen in verschiedener Ausdehnung tiefschwarz gefärbt, eine Pigmentierung, die bei den Blindschleichen auch auf Eingeweide, Hoden usw. übergehen kann.

Als Anhangsorgane des Darmtraktes finden wir in der Bauchhöhle noch zwei Drüsen, die Bauchspeicheldrüse oder das Pankreas und die Leber, deren Ausführungsgänge kurz hinter dem Magen in den Dünndarm münden. Das erste liefert die verdauenden Säfte. Sein Sekret enthält kohlen-saures Natron und eine Reihe von Fermenten. Dieser Aufgabe entsprechend



scheint es auch bei pflanzenfressenden Reptilien stärker entwickelt zu sein als bei fleischfressenden. Allerdings ist diese Regel nicht ohne Ausnahme. L. Agassiz bestimmte das Verhältnis vom Körpergewicht zum Pankreasgewicht bei der pflanzenfressenden *Testudo polyphemus* als 1 : 3000, bei *Emys serrata*, deren Nahrung aus Fischen, Weichtieren und Würmern besteht, als 1 : 1200, bei der rein karnivoren *Chelydra serpentina* als 1 : 630, aber bei der rein (? d. Verf.) herbivoren *Chelonia caudata* war das Verhältnis interessanterweise 1 : 518.

Ein Sekret der Leber, die Galle, sammelt sich in der keinem Reptil fehlenden Gallenblase, die dem rechten Leberlappen an- oder eingelagert ist. Es kommt ihm keine eigentliche selbständig verdauende Kraft zu. Es dient vielmehr zur Verstärkung der Fermente des Pankreas, besonders der fettspaltenden. Da aber die Sekretion der Leber eine verhältnismäßig geringe ist, so kommen ihr auch noch andere Aufgaben zu. So scheint sie als Aufspeicherungsstätte für gewisse Reservestoffe zu dienen. Damit läßt sich auch recht wohl die verschiedene Größe erklären, die sie manchmal bei Individuen derselben Art zeigt. Wenigstens gibt Jones das Verhältnis des Körpergewichtes zum Lebergewicht bei drei verschiedenen Exemplaren von *Emys serrata* als 1 : 20, 1 : 36, 1 : 40 an.

### 3. Atmungsorgane.

In engster Verbindung mit dem Darm stehen die Respirationsorgane, indem die Lungen am Übergang von Pharynx zum Ösophagus als zwei sackartige Ausstülpungen gebildet werden. Die Verbindung der Lungen mit dem Pharynx wird durch eine von Knorpel gestützte Röhre, die Luftröhre oder Trachea, hergestellt. Sie bildet an ihrer Einmündung den der Stimmerzeugung dienenden Kehlkopf oder Larynx. Am anderen Ende gabelt sie sich in die zwei in die Lungen eintretenden Bronchien.

Ebenso wie bei anderen Organsystemen (z. B. Zähnen) finden wir auch bei der Lunge alle Übergänge von den einfachsten bis zu komplizierten Formen. Bei *Sphenodon* und manchen Sauriern ist die Lunge wie bei den Amphibien ein Sack, dessen Innenwand ein Netzwerk leistenartiger Erhebungen zeigt. Bei anderen Sauriern, z. B. Chamäleon, *Uromastix*, wird das Lumen des Lungensacks durch große, mit Netzwerk besetzte Scheidewände gekammert. In der höchsten Ausbildung, bei Varanen, Krokodilen (s. Fig. 126) werden diese Kammern wieder geteilt, so daß ein alveolares Gewebe entsteht, jedoch noch ohne daß solidwandige Bronchien wie bei den Säugetieren gebildet werden, wozu allerdings die Schildkröten (s. Fig. 127) schon den Übergang bilden, da bei ihnen die Scheidewände schon mit der röhrenartigen Verlängerung des in die Lunge hineinragenden Bronchus verschmelzen, so daß die Alveolen nicht mehr

miteinander kommunizieren, sondern nur noch vom Bronchus zugänglich sind.

Bei Schlangen ist die linke Lunge gewöhnlich schwächer entwickelt als die rechte und wird sogar schließlich ganz rudimentär.

Die aus den Lungen kommenden Bronchien vereinigen sich zu der bald langen, bald kurzen Trachea, welche durch Ringknorpel gestützt ist. Bei *Sphenodon* sind diese Knorpelringe dorsal nicht geschlossen, was wohl der

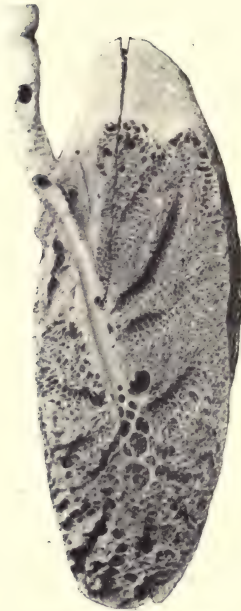


Fig. 126. Schnitt durch die Lunge von *Crocodilus americanus*. (Nach Milani.)



Fig. 127. Schnitt durch die Lunge von *Testudo graeca*. (Nach Milani.)

primitivere Zustand ist. Bei höheren Formen bilden alle Knorpel oder wenigstens ein Teil derselben vollständig geschlossene Ringe. In seltenen Fällen können die Knorpel sogar verknöchern (*Agama stellio*, *Python*). Die Trachea verläuft meist gerade. Bei *Cinixys* unter den Schildkröten jedoch ist sie durch Krümmungen ausgezeichnet und bei *Crocodilus* bildet sie Schlingen. Bei Krokodilen und bei *Dermochelys* unter den Schildkröten zeigt die Trachea nach der Spaltung in die beiden Bronchien eine Längsteilung, die schon bei *Chelonia* angedeutet und bei den Vögeln viel stärker ausgebildet ist.

Der Kehlkopf besteht bei *Sphenodon* aus einem vollständigen hinteren



Knorpelring (*Cartilago thyreocricioidea*) und ein paar getrennten vorderen Knorpelstücken (*Cartilagines aryaenoideae*). Daran schließt sich der der Krokodile an, nur daß bei ihnen der hintere Knorpelring schon in zwei getrennt ist, den vorderen *Cartilago thyreoidea* und den hinteren *Cartilago cricoidea*. Wenn dies auch sicher die höchste Ausbildung des Kehlkopfes bei den Reptilien ist, so ist es doch fraglich, ob die Form, wie wir sie bei *Sphenodon* treffen, die primitivste ist. Es gibt nämlich eine Anzahl Saurier und Schlangen, wo das ganze Knorpelgerüst des Kehlkopfes aus zwei seitlichen Knorpeln besteht. Ob es sich hier um eine spätere Verschmelzung oder noch unterbliebene Trennung der *Cartilagines aryaenoideae* handelt, ist schwer zu entscheiden, da hier noch embryologische Untersuchungen fehlen:

Der Eingang in den Kehlkopf, die Stimmritze (*Glottis*), liegt hinter der Zungenwurzel (vgl. Fig. 123), nur bei den Schlangen auf der Zungenscheide. Im einfachsten Falle ist sie eine Spalte. Bei den meisten Schildkröten und Echsen erhebt sich jedoch die Schleimhaut am Grunde der Zungenwurzel zu einer Falte, die quer über der Stimmritze liegt und diese vollständig verschließen kann. Diese häutige Klappe, die *Epiglottis*, kann noch durch einen besonderen Fortsatz des *Cartilago thyreoidea* gestützt werden, den *Processus epiglotticus*.

Der Kehlkopf dient bei den Reptilien, die eine Stimme haben, der Stimmerzeugung. Einige von ihnen besitzen Stimmbänder, Hautfalten, die durch Bewegung der *Cartilagines aryaenoideae* gespannt werden können. Anderen, wie den Krokodilen, fehlen die Stimmbänder. Der schallbildende Apparat besteht hier aus einer Tasche in der Schleimhaut des Kehlkopfes unterhalb der mit ihrem unteren Rande vorspringenden *Cartilagines aryaenoideae*. Zur Tonerzeugung müssen diese Knorpel einander genähert und die *Glottis* verengt werden.

Um die für die Stimmerzeugung nötigen Bewegungen auszuführen, müssen natürlich Muskeln vorhanden sein. Allen Reptilien kommen zwei zu: der *Musculus compressor laryngis* und der *Musculus dilatator laryngis*. Der Verlauf beider ist mannigfachen Variationen unterworfen. Im allgemeinen kann man sagen, daß der erstere, der die Stimmritze verengt, vom Zungenbeinkörper ausgeht<sup>1)</sup> und am *Cricoidknorpel* inseriert, während der zweite, der den Kehlkopf ausdehnt, von dem *Thyreocricoidknorpel* ausgehend über dem *Musculus compressor* verläuft und sich an die *Arytaenoidknorpel* anheftet.

Bei den Schlangen kommt ein besonderer Muskel vor. Er entspringt am Unterkiefer und setzt sich an die hintere Fläche des Kehlkopfes an.

<sup>1)</sup> Bei vielen Sauriern wird der Kehlkopf durch ein Band (*Ligamentum hyothyroideum*) an der Spitze des Zungenbeinkörpers befestigt, und an dieses Band inserieren die Fasern des *Musculus compressor laryngis*.

Durch ihn kann der Kehlkopf vorgezogen werden, woher er seine Namen, Vorstrecke oder Aufheber, erhalten hat. Ihm wirkt der Dilator als „Herabzieher“ entgegen.

Diese Einrichtung stellt natürlich eine besondere Anpassung dar, um den Schlangen auch während des oft mehrere Stunden dauernden Schlinggeschäftes das Atmen zu ermöglichen.

Das Einatmen ist bei den Reptilien ein Einsaugen der Luft. Es geschieht, indem die beweglichen, nach hinten liegenden Rippen noch vorn, mehr senkrecht zur Längsachse des Körpers gestellt werden. Dadurch wird der Raum der Leibeshöhle erweitert und der äußere Atmosphärendruck treibt Luft in die Lungen. Durch Rücklegen der Rippen werden die Lungen zusammengepreßt und die verbrauchte Luft wird herausgedrückt.

Bei den Schildkröten geschieht diese Erweiterung und Verengung durch den Brustgürtel und die Bauchmuskulatur.

Daneben kommt bei einigen Sauriern eine schon an Amphibien erinnernde Schluckatmung vor. Hier wird zunächst durch Senkung des Bodens der Mundhöhle diese erweitert, so daß die Luft durch die Nase da hineinströmt. Die so aufgenommene Luft wird dann durch Hebung des Mundhöhlenbodens in die Lungen gepreßt.

#### 4. Blutkreislauf (s. Fig. 128).

Das Zentralorgan des Blutkreislaufs, das Herz, besteht aus zwei getrennten Vorkammern (Atrium lv, rv) und einer äußerlich stets einheitlichen Kammer (Ventrikel v). Letztere ist durch eine verschieden gut ausgebildete Scheidewand (sv) mehr oder weniger vollkommen in zwei Hälften, eine linke arterielle und eine rechte venöse, geteilt. Am vollständigsten ist dies der Fall bei den Krokodilen, wo nur eine kleine Öffnung, das Foramen Panizzae (Fp), eine freie Kommunikation zwischen beiden Herzkammern erlaubt.

Aus ihnen tritt das Blut durch ein äußerlich gemeinsames Rohr, den Truncus (Bulbus) arteriosus, der aber innerlich durch Scheidewände in drei Abteilungen gesondert ist. Eine derselben entspringt aus der linken, also arteriellen Kammer. Sie übernimmt den größten Teil der Arterienbogen, nämlich die Karotiden (ca) und den rechten Aortenbogen (ra). Die beiden anderen kommen aus der rechten venösen Kammer. Der eine Arm bildet die Aorta pulmonalis (ap), welche das venöse Blut zur Lunge führt, der andere dagegen den linken Aortenbogen (la), so daß der Aortenbogen aus zwei Hälften besteht, einer rechten, fast ganz (Crocodilia<sup>1</sup>) oder überwiegend (übrige Reptilia) arteriellen und einer linken, fast ganz (Crocodilia<sup>1</sup>) oder überwiegend (übrige Reptilia) venösen.

<sup>1</sup>) Nach Greil fließt durch das Foramen Panizzae bei ruhigem Atmen Blut aus dem rechten in den linken Bogen, bei verstärktem Atmen umgekehrt. — Greil, A.,



Damit nun der Blutkreislauf ein vollständiger wird, muß das Blut natürlich wieder dem Herzen zugeführt werden. Der Aortenbogen, welcher den Körper (Kr) versorgt, gibt immer mehr Arterien ab, welche sich weiter ver-

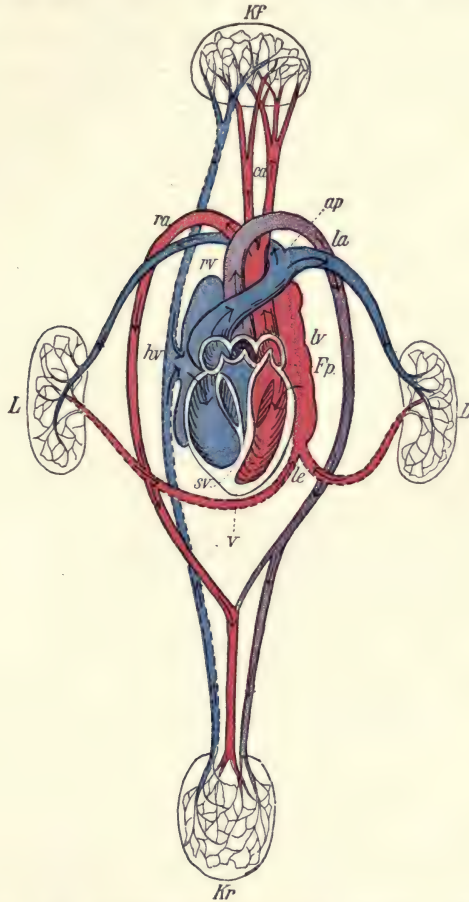


Fig. 128. Blutkreislauf der Krokodile (schemat. Orig.).

*o* Herzkammer; *sv* Scheidewand der Herzkammer; *lv* linke; *rv* rechte Herzkammer; *ca* Karotiden; *ra* rechter; *la* linker Aortenbogen; *ap* Aorta pulmonalis; *Fp* Foramen Panizzae; *Kr* Körper; *Kf* Kopf; *L* Lunge; *hv* Hohlvene; *lv* Lungenvene; blau = venöses, rot = arterielles, violett = gemischtes Blut; punktierte Begrenzungslinien = Venen, ausgezogene = Arterien.

ästeln und verzweigen, bis sie zu ganz feinen Haargefäßen oder Kapillaren werden.

In ihnen vollzieht sich der Stoffaustausch mit den von den Arterien versorgten Geweben, indem diese Sauerstoff aufnehmen und Stickstoff dafür abgeben. Dieses stickstoffreiche Blut wird nun umgekehrt in immer größeren Kanälen gesammelt, bis es schließlich in den großen Hohlvenen (*hv*), einer

vorderen vom Kopfe (Kf) und einer hinteren aus dem Körper (Kr) kommenden, in die rechte Vorkammer (rv) des Herzens geleitet wird. Von da tritt es in die rechte Kammer und wird nun durch die Aorta pulmonalis (ap) zur Lunge geführt. Hier nimmt es in den Lungenkapillaren Sauerstoff auf und gibt Kohlensäure ab und strömt so, arteriell geworden, durch die Lungenvenen (le) in die linke Vorkammer und von da in die linke Herzkammer, um den Kreislauf wieder von neuem zu beginnen.

Wir haben also einen doppelten Kreislauf vor uns, einen kleinen zwischen Herz und Lunge und einen großen zwischen Herz und Körper. Das Verhalten in beiden ist insofern gerade umgekehrt, als im kleinen die Venen, im großen die Arterien arterielles Blut führen.

Bei den Reptilien ist aber die Trennung zwischen arteriellem und venösem Blut keine so scharfe wie bei den übrigen Amnioten, indem bei ihnen die Scheidewand der Herzkammern keine vollkommene ist und im Truncus arteriosus eine Vermischung beider Blutarten stattfindet. Dazu kommt bei den Schildkröten noch eine Verbindung der Pulmonalarterien mit den Aortenbogen (Ductus Bothalli), wodurch noch eine weitere Mischung möglich ist. Diese Möglichkeit stellt aber offenbar eine Anpassung an das Wasserleben dar, wie an der betreffenden Stelle weiter ausgeführt werden soll.

Was ist nun die Bedeutung dieser Möglichkeit der Blutmischung? Bei unterbrochener Atmung staut sich das aus dem Körper kommende venöse Blut im Lungenkreislauf, so daß dessen Gefäße und die dazugehörigen (rechten) Teile des Herzens straff angefüllt werden.

Um nun etwaige Schädigungen durch das venöse Blut zu verzögern, findet seine Verbreitung im Körper nur ganz allmählich und nach bestimmten Gesetzen statt.

Zunächst fließt das venöse Blut durch den linken Aortenbogen zu den Eingeweiden und strömt, wenn dort die Gefäße angefüllt sind, durch die Rücken-anastomose in die Aorta descendens. Nun beginnt sich auch der linke Ventrikel allmählich mit venösem Blut zu füllen, das erst jetzt die vorderen Teile des Körpers und das Gehirn erreicht; damit ist aber der Körper endlich mit venösem Blut angefüllt, womit neue Luftzufuhr nötig wird.

So erklärt sich zwanglos das geringe Atembedürfnis der Reptilien und ihre Fähigkeit, länger unter Wasser zu bleiben, ohne daß in allen Fällen besondere Einrichtungen für eine Wasseratmung zu erkennen wären.

In engster Verbindung mit dem Venensystem stehen die Lymphgefäße, die den Zweck haben, den überschüssigen Gewebssaft aufzunehmen und den Venen zuzuführen. Besonders wichtig sind von ihnen die zur Resorption des verdauten Speisebreis dienenden Chylusgefäße, die sich am Darm verbreiten. Die Bewegung in diesem System wird bei den Reptilien durch ein paar Lymphherzen geregelt, die in der Gegend des Darmbeins liegen.

Im Anschluß an das Lymphsystem muß ich der Vollständigkeit halber



noch einiger Drüsen, der sogenannten Blutgefäßdrüsen, Milz, Nebenniere, Thyreoiden und Thymus, gedenken, deren Wirkung und Bedeutung nicht immer in allen Einzelheiten klar erkannt ist.

Die Milz liegt an der linken Seite des Magens. Sie scheint ein blutbildendes Organ zu sein. Sicher werden in ihr weiße Blutkörperchen (Leukocyten), vielleicht auch rote gebildet. Anderseits scheinen in ihr die Blutkörperchen auch wieder aufgelöst und ihre Kerne in Harnsäure verwandelt zu werden.

Die Thymusdrüse scheint gleichfalls ein blutbildendes Organ zu sein, das etwa vom Herzen nach dem Hals zu liegt. Sie scheint einigen Reptilien zu fehlen (*Emys europaea*, *Lophura*, *Scincus*).

Die Thyreoiden oder Schilddrüse, die unter dem Kehlkopf liegt, ist ein für den Stoffwechsel und auch für das Nervensystem äußerst wichtiges Organ, wie man aus den schweren Störungen schließt, die nach ihrer Entfernung eintreten. Es ist aber noch nicht sichergestellt, ob ihre Wirkung allein in der Bildung unentbehrlicher Stoffe, wie des jodhaltigen Jodothyris, oder auch in der Vernichtung giftiger Stoffwechselprodukte beruht.

## 5. Nervensystem.

Am Nervensystem haben wir nach der Leistung drei Teile zu unterscheiden.

1. Die aufnehmenden oder receptorischen (centripetalen) Leitungsbahnen, welche die Reize dem

2. Centralorgan zuführen. Hier werden sie verarbeitet und die daraus resultierenden nötigen Reaktionen durch die

3. effektorischen (centrifugalen) Leitungsbahnen den Organen übermittelt.

Morphologisch pflegt man 2. und 3. als periphere Leitungsbahnen dem Centralorgan gegenüberzustellen.

**Rückenmark.** Das Centralorgan besteht bei den Wirbeltieren bekanntlich aus Rückenmark und Gehirn. Das Rückenmark ist ein im Rückenmarkskanal der Wirbelsäule gelegenes Rohr, das sich nach hinten allmählich verjüngend vom Kopf bis zum Schwanz erstreckt und mit Ausnahme der Schlangen eine Nackenschwellung und eine Lendenanschwellung zeigt. Letztere erreichte bei manchen fossilen Sauriern, wie *Stegosaurus*, wo sie die des Gehirns um das Zehnfache übertraf, eine ganz besondere Größe.

Nach vorn tritt das Rückenmark ohne scharfe Grenze als „verlängertes Mark“ in den Schädel ein. Die darin liegenden Teile des Centralnervensystems werden als Gehirn bezeichnet.

**Gehirn.** Am Gehirn (s. Fig. 129—135) der Wirbeltiere unterscheiden

wir folgende Hauptteile von vorn nach hinten: 1. das Vorderhirn mit seinen beiden Hemisphären, 2. das Zwischenhirn, 3. das Mittelhirn, 4. das Hinterhirn oder Kleinhirn, 5. das Nachhirn oder das verlängerte Mark.

Bevor wir an eine Betrachtung der Ausbildung des Gehirns bei den Reptilien herantreten, wird es gut sein, den Versuch zu unternehmen, die Aufgabe der einzelnen Teile zu deuten.

Das Rückenmark kann wohl als Centralstelle der Leitungsbahnen angesehen werden, in dem sich die peripherischen Nervenbahnen treffen. Seiner ganzen Ausbildung nach gehört das Nachhirn noch zu ihm. Gehen doch von ihm allein zehn von den zwölf Gehirnnerven (s. Fig. 130 u. 131) aus. Und so steht seine größere Massenentwicklung unter dem Einfluß der zahlreichen hier zusammentretenden peripheren Apparate. Außerdem hat das Nachhirn noch die Aufgabe, die vom Rückenmark kommenden Reize weiter nach dem Gehirn zu leiten und die von ihm ausgehenden Bestimmungen zurückzuleiten. Diese Leitungsbahnen erfahren aber im Nachhirn Umschaltungen durch die sogenannte Schleifen- und die Pyramidenkreuzung. Es kreuzen sich nämlich hier die Nervenstränge derart, daß die Fasern, die von der linken Seite des Marks kommen, in die rechte Seite des Großhirnmantels geleitet werden und umgekehrt.

Dies alles zeigt schon die Bedeutung des Nachhirns, die aus operatorischen Eingriffen noch weiter erhellt. Man kann einem Wirbeltier alle vor dem Nachhirn gelegenen Teile des Hirns wegnehmen, man kann ihm das ganze Rückenmark entfernen, ohne daß es stirbt. Aber die Amputation des Nachhirns hat den Tod als unvermeidliche Folge.

Das Hinterhirn steht wohl in unmittelbarer Beziehung zur Bewegung, aber welcher Art das ist, ist noch nicht ganz klar. Tiere, deren Hinterhirn herausgenommen war, zeigten auffallende Bewegungsstörungen, Rückwärtsgehen, Laufen im Kreise usw. Da sich aber diese Störungen nach einiger Zeit wieder verloren, so sind sie wohl nur als eine Folge von Reizen anzusehen, die die Operation auf andere Hirnteile ausübte. Aber es blieb doch auch nach erfolgter Heilung immerhin eine gewisse Unsicherheit der Bewegungen und Schwächung der Muskelkraft zurück. Das Kleinhirn ist also wohl das Zentralorgan für die Regelung des Kräfteverbrauchs in den Muskeln, das für den rechtzeitigen Ersatz und die Ernährung in den Muskelgeweben zu sorgen hat.

Dies scheint auch daraus hervorzugehen, daß es stets bei Tieren mit ausgiebiger Bewegung stärker entwickelt ist, als bei solchen, die eine mehr ruhige Lebensweise führen. Es ist dann bisweilen so stark entwickelt, daß der Name „Kleinhirn“ nur im Vergleich mit dem noch mächtigeren Großhirn zu verstehen ist.

Das Mittelhirn (Aquaeductus Sylvii höherer Tiere) erhält seine hervorragende Bedeutung durch die Verbindung mit dem Sehorgan, dessen Fasern



im Mittelhirndach endigen. Es ist bei den Reptilien (und Vögeln) durch eine tief einschneidende Längsfurche in einen rechten und linken Ventrikel geteilt (Lobi optici s. corpora quadrigemina der Säugetiere).

Weniger bekannt ist die Tätigkeit des Zwischenhirns (s. Fig. 129), besonders, da es bei den Reptilien und Vögeln noch nicht in die enge Beziehung zum Sehorgan getreten ist, wie wir sie bei den Säugern noch finden werden. Doch muß es auch hier schon zur Perception von Lichtreizen dienen. Um so mehr, da seine Nervenzellen von ähnlicher Beschaffenheit und Aussehen sind, wie die des Lobus opticus. Es können also auch hier die paarigen verdickten

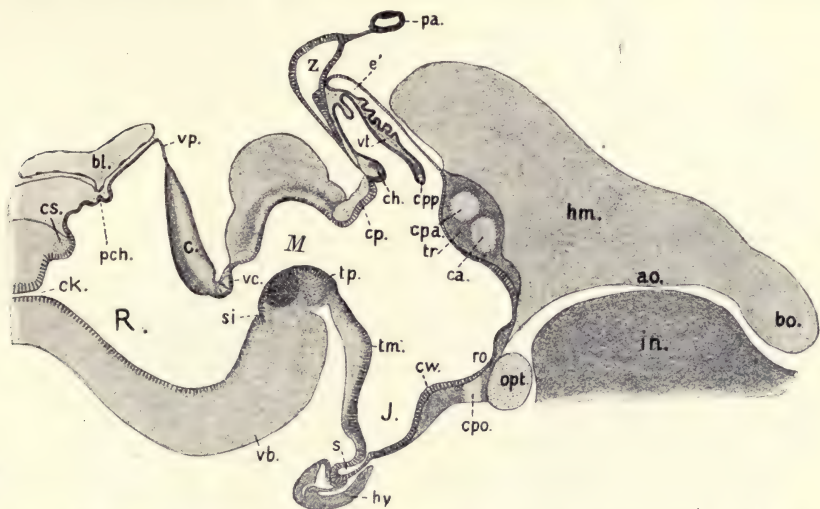


Fig. 129. Medianschnitt durch das Gehirn eines Embryos von *Lacerta vivipara* zeigt die Hirnventrikel und den Zusammenhang des Parietalorgans. (Nach Kupffer in O. Hertwig.)

*N* Nachhirn; *ck* Zentralkanal des Rückenmarkes; *R* Kleinhirn; *M* Mittelhirn; *tm* Zwischenhirn; *hm* Vorderhirnhemisphäre; *e'* Paraphysis; *z* Epiphysis; *pa* Parietalorgan; *cw* Chiasmawulst; *J* Ventriculus infundibuli; *ca*, *cpa* Commissura anterior bzw. posterior; *opt* Chiasma opticum; *hy* Hypophyse; *bo* Bulbus olfactorius.

Seitenwandungen als Sehhügel (Thalamus opticus) bezeichnet werden. Auch steht eine Ausstülpung seiner Decke, die Epiphyse oder Zirbel, in engster Beziehung zu dem wohl meist als Sehorgan aufgefaßten unpaaren „Parietalauge“, das in dem schon bei der Schilderung des primitiven Kopfpanzers erwähnten Scheitelloch liegt.

Entsprechend der dorsalen hat das Zwischenhirn auch eine ventrale Ausstülpung, den sogenannten Trichter (Infundibulum) (s. Fig. 129, 131 und 135), der mit einem drüsigen Organ, der Hypophyse, in Verbindung tritt. Seine Bedeutung ist noch völlig unklar; vielleicht hat er irgendwelche Beziehung zu den Stoffwechselvorgängen im Gehirn.

Das Vorderhirn, das eigentlich aus zwei paarigen Hemisphären besteht, den Lobi hemisphaerici, hat zunächst seine Bedeutung in seiner Beziehung zum Riechorgan. Im Inneren der Hemisphären liegt der Streifenhügel

(Corpus striatum). Jede Hemisphäre hat nach vorn einen Auswuchs, den Lobus olfactorius, der mit dem kolbenförmig anschwellenden Riechkolben (Bulbus olfactorius) direkt an die Nasengrube herantritt und die von hier kommenden Riechnerven aufnimmt.

Dieser kurzen allgemeinen morphologisch-physiologischen Darstellung des Gehirns ist der Vollständigkeit halber noch hinzuzufügen, daß ebenso,

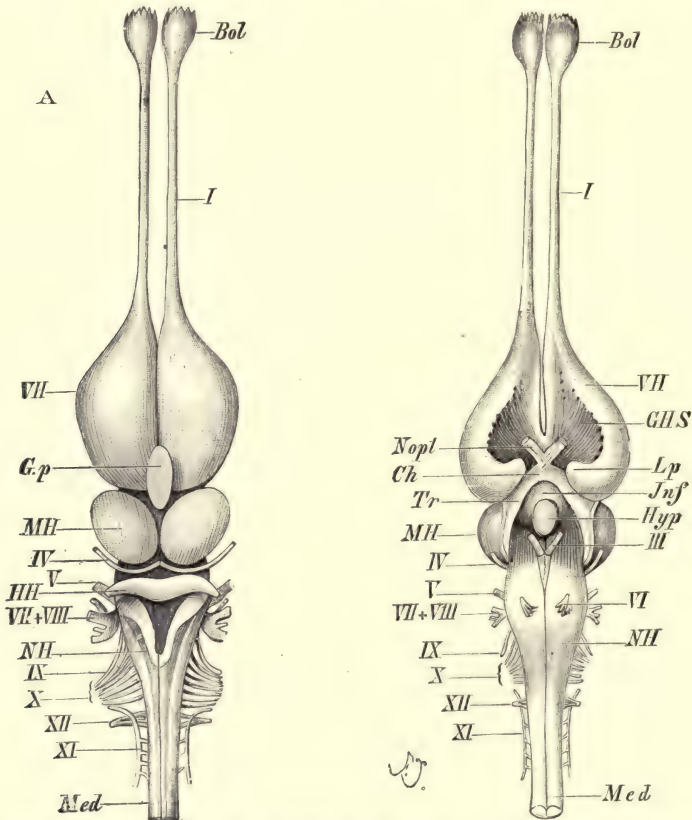


Fig. 130 und 131. Gehirn von *Sphenodon punctatus*. (Nach Wiedersheim.)

Fig. 130 dorsale, Fig. 131 ventrale Ansicht. *Bol* Bulbus olfactorius; *Ch* Chiasma des N. opticus; *GHS* Großhirnschenkel (Pedunculi cerebri); *Gp* Glandula pinealis bei *Pa* (in der Profilsansicht) mit dem Parietallage endigend; *HH* Kleinhirn; *Hyp* Hypophyse; *I*—*XII* erster bis zwölfter Hirnnerv; *Inf* Infundibulum; *MH* Mittelhorn; *Med* Medulla; *NH* Nachhirn; *N opt* N. opticus; *Tr* Tractus N. optici; *VH* Vorderhorn.

wie das Rückenmark ein hohles Rohr darstellt, so auch die einzelnen Gehirnabschnitte hohle Blasen sind (s. Fig. 129), wonach also, entsprechend den Abschnitten, fünf Ventrikel unterschieden werden. Die vorderste davon besteht allerdings gemäß der Zweiteilung des Großhirns aus zwei getrennten Abteilungen. Die Trennung ist jedoch keine vollständige, da die medialen Wände jedes Ventriculus lateralis vom Foramen Monroi durchbohrt werden. Die seitlichen Wandungen der beiden Großhirnhemisphären werden



als Hirnmantel, Pallium, bezeichnet. Diese Hirnrinde scheint der eigentliche Sitz der Intelligenz zu sein.

Sehen wir uns nach diesen allgemeinen Betrachtungen den Bau des Reptiliengehirns näher an.

Bei der Betrachtung von oben wie von unten fallen vor allem die Lobi haemisphaerici durch ihre mächtige Entwicklung in die Augen. Sie bedecken dorsal und seitlich das Zwischenhirn und teilweise sogar das Mittelhirn. Es sind also richtige Lappen entwickelt. Diese Entwicklung der Hemisphären bedeutet den Amphibien gegenüber (vgl. Fig. 69 u. 70, S. 190 u. 191) eine höhere Stufe, da bei ihnen das Zwischenhirn von oben her nicht verdeckt ist. Das Zwischenhirn, bei den Schildkröten (s. Fig. 132) und Krokodilen (s. Fig. 133) schwächer, bei Sauriern (s. Fig. 130) ziemlich kräftig entwickelt, erscheint als ein schmaler, senkrecht gestellter Spalt, zu dessen beiden Seiten die Sehhügel liegen.

Das Mittelhirn ist insofern noch gering entwickelt, als seine Wandungen noch nicht die Dicke erreichen, wie wir dies bei den Säugtieren noch kennen lernen werden. Es ist also noch hohl (s. Fig. 129). Von oben gesehen erscheint es aber nach dem Großhirn als größter Hirnabschnitt.

Das Kleinhirn zeigt bei den Reptilien eine verschiedene Entwicklung, doch

erhebt es sich bei allen über die Amphibien. Schon bei den Sauriern, wo es am geringsten entwickelt ist, besitzt es eine mittlere Wölbung. Bei den Cheloniern ist es eine lange breite Platte, die mit nach hinten gerichteter Spitze das Nachhirn überdacht. Bei den Krokodilen (s. Fig. 133) aber ist es mächtig entwickelt. Es ist annähernd kugelförmig mit einigen fortsatzähnlichen Bildungen, so daß es an höhere Wirbeltiere, besonders Vögel, erinnert. Aber diese Ähnlichkeit ist nur äußerlich. Denn wie Querschnitte zeigen, ist es auch hier im wesentlichen nur blattartig, wie bei niederen Reptilien, entwickelt und nur durch eine Vergrößerung seiner Oberfläche



Fig. 132. Gehirn und vorderste Rückennerven von *Emys serrata*. (Nach Hoffmann.)  
*a* Lobus haemisphaericus;  
*b* Mittelhirn; *c* Kleinhirn;  
*d* Medulla oblongata; *i* Rückenmark; V, IX, X, XI Nerven.

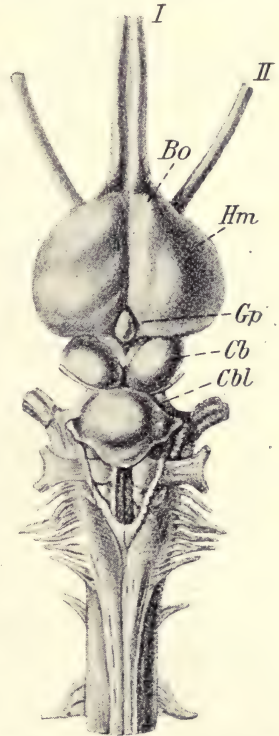


Fig. 133. Gehirn des Alligators von oben. (Nach Hoffmann.)  
*I* N. olfactorius; *II* N. opticus;  
*Bo* Bulbus olfactorius; *Hm* Große Hemisphäre; *Gp* Zirbeldrüse; *Cb* Mittelhirn;  
*Cbl* Kleinhirn.

wird eine zweifache Knickung, aber keine Verstärkung seiner Wände erreicht.

Das Nachhirn zeigt nur bei den Schlangen (s. Fig. 135) gegenüber dem Rückenmark eine bedeutende Verdickung, bei den übrigen Reptilien ist es wenig verdickt. Aber auch bei ihm zeigt sich ebenso wie beim

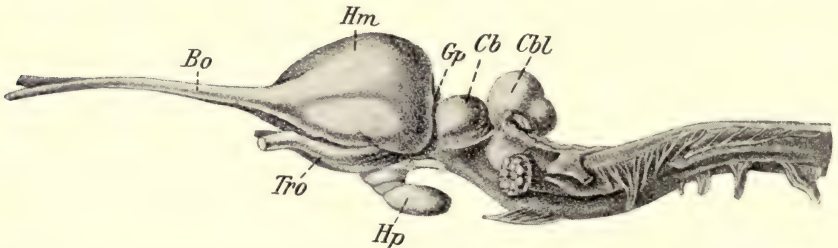


Fig. 134. Gehirn des Alligators von der Seite. *Tro* Tractus opticus; *Hp* Hypophyse. Die anderen Bezeichnungen wie in Fig. 133. (Nach Hoffmann.)

Vorderhirn eine höhere Stufe gegenüber den Amphibien insofern, als es nicht gerade verläuft, sondern in einem ventralwärts offenen Bogen gekrümmt ist.

Als weitere Annäherung an den Säugetiertypus sei noch erwähnt, daß sich bei manchen Sauriern (*Varanus*) Spuren einer Kommissur zwischen rechter und linker Großhirnhemisphäre (Fornix) befinden.

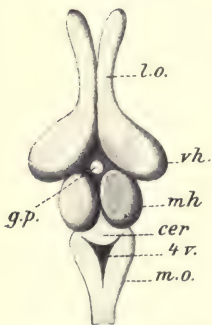


Fig. 135. Gehirn von *Tropidonotus natrix*. (Nach Hoffmann.)

*lo* Lobus olfactorius; *vh* Vorderhirn; *mh* Mittelhirn; *cer* Kleinhirn; *4v* vierter Ventrikel; *mo* Nachhirn; *gp* Zirbeldrüse.

**Peripheres Nervensystem.** Unsere Betrachtung des peripheren Nervensystems kann nur kurz sein. Es genügt, einen allgemeinen Überblick zu erhalten, weil hierin besondere biologische Eigentümlichkeiten nicht nachweisbar zum Ausdruck kommen. Die vom Centralorgan ausgehenden Nervenstämme sind motorischer oder sensibler oder gemischter Natur.

Aus dem Hirn entspringen, wie schon erwähnt, die zwölf Hirnnerven (s. Fig. 130 u. 131), davon sind das I., II. und VIII. Paar ausschließlich sensibel, das III., IV. und VI.<sup>1)</sup> Paar ausschließlich motorisch, die übrigen Paare V, VII, VIII, IX, X, XI und XII gemischter Natur. Die meisten Nerven entspringen aus dem verlängerten Mark, nur wenige aus den vorderen Hirnteilen, wie der folgenden kurzen Aufzählung entnommen werden kann:

1. Nervus olfactorius (Riechnerv) entspringt aus den Lobi olfactorii.
2. Nervus opticus (Sehnerv). Die Sehnerven entspringen an der Basis

<sup>1)</sup> IV und VI enthält bei den Anamniern auch sensible Fasern.



des Zwischenhirns und führen zunächst den Namen *Tracti optici*. Sie kreuzen sich dann vor der Hypophyse im *Chiasma*, aus dem sie als *Nervi optici* heraustreten.

(Die peripheren Endigungen der beiden ersten Hirnnerven sollen im Zusammenhang mit den von ihnen versorgten Sinnesorganen besprochen werden.)

3. *Nervus oculomotorius* kommt vom Boden des Mittelhirns und versorgt die Augenmuskeln.

4. *Nervus trochlearis* innerviert den *Musculus obliquus superior* des Auges und kommt aus der Seite des hinteren Teiles des Mittelhirns.

5. *Nervus trigeminus* entspringt seitlich aus den vordersten Teilen des verlängerten Markes, bildet außerhalb des Schädels das mächtige (bei Schildkröten unbedeutende) Ganglion *semilunare* s. *Gasseri*. Er teilt sich, daher sein Name, in drei Äste. Der erste, der Ast des (sensiblen) *Ramus ophthalmicus*, trennt sich bei den Reptilien schon vor dem Ganglion *Gasseri* von dem gemeinsamen Stamm und kann ein eigenes Ganglion (*Ganglion ciliare*: Krokodile, Saurier, Schlangen) bilden. Die beiden anderen Äste, der (sensible) *Ramus maxillaris* (Oberkieferast) und der (gemischte) *Ramus mandibularis* (Unterkieferast) dagegen entspringen aus dem Ganglion *Gasseri*. Einige Schildkröten (*Emys*, *Testudo*) schließen sich den höheren Wirbeltieren insofern an, als auch bei ihnen der *Ramus ophthalmicus* aus dem gemeinsamen Ganglion *Gasseri* kommt. Das ist aber nicht bei allen Cheloniern der Fall; bei einigen trennt sich dieser Ast schon im Kopfe vom gemeinsamen Zweig (*Chelonia*), bei diesen ist dann auch das Ganglion *Gasseri* schwach entwickelt.

6. *Nervus abducens* kommt aus dem Boden des verlängerten Markes und tritt an die Augenmuskeln (*Musculus rectus externus* und *Musculus retractor bulbi*) und an die Nickhaut heran.

7. und 8. *Nervus facialis* und *acusticus* entspringen mit gemeinsamer Wurzel an der Seitenfläche des verlängerten Markes. Es stellt also der zweite eigentlich nur einen (sensiblen) Ast des ersten dar, doch haben beide getrennte Ganglien. Das Ganglion des *Facialis* ist auch bei den Schildkröten wieder wie das Ganglion *Gasseri* sehr klein. Aus ihm entspringen zwei Hauptstämme: ein vorderer (sensibler) *Ramus palatinus* und ein hinterer (motorischer), die *Chorda tympani*. (Der dritte, bei Fischen, Amphibien vorkommende *Ramus superficialis* ist verschwunden!) Der *Ramus palatinus*, der sich zusammen mit dem Oberkieferast des *Nervus trigeminus* zum Gaumen wendet, hat eine besondere Bedeutung, da er den letzteren Nerven mit dem *Sympathicus* verbindet. Eine zweite Verbindung des *Ramus palatinus* besteht mit dem

9. *Nervus glossopharyngeus*. Er kommt ebenfalls aus dem verlängerten Mark. Bei den Reptilien ist er ziemlich unbedeutend, da einerseits natur-

gemäß die Beziehungen zur ersten Kiemenspalte, die er bei Fischen hat, fehlen, anderseits die von ihm bei den Säugern versorgten Geschmacksorgane bei den Reptilien noch nicht so ausgebildet sind. Auch ist er noch nicht wie bei den Vögeln zum Tastnerv geworden.

Wenn er auch bei den meisten Reptilien einen selbständigen Ursprung hat (nur bei den Krokodilen [nicht beim Alligator] und Tupinambis ist er mit den folgenden verschmolzen) und stets ein Ganglion, das Ganglion petrosum, bildet, so verschmilzt er doch früher oder später mit dem Nervus hypoglossus (Eidechsen) oder Nervus vagus (Tropidonotus). (Nur bei Schildkröten bleibt er selbständig.) Dazu kommen die schon erwähnten Verbindungen mit dem Facialis, so daß seine Verzweigungen nicht leicht zu verfolgen sind.

Im allgemeinen kann man wohl zwei Äste unterscheiden, einen vorderen (sensiblen), der sich in der Zungen- und Mundschleimhaut verzweigt, und einen hinteren (gemischten), der den Musculus hyo-maxillaris versorgt.

10. Nervus vagus entspringt aus dem hinteren Teile des verlängerten Markes, bildet das Ganglion jugulare. Er ist selten frei (*Euprepes sebae*, *Lacerta ocellata*). Er verschmilzt entweder mit dem Glossopharyngeus, den beiden Hypoglossus (Eidechsen) oder dem Accessorius (Schlangen, Schildkröten), wofern nicht die letzten Nerven überhaupt, wie schon erwähnt, verschmolzen sind.

11. Nervus accessorius verläßt nur sehr selten getrennt von Nervus vagus durch die stets gemeinschaftliche Schädelöffnung den Schädel (*Tupinambis nigropunctatus*, *Tupinambis teguixin*).

#### 12. Nervus hypoglossus.

Von diesen drei letzten Nerven versorgt bei den höheren Wirbeltieren der Vagus das Herz, die Atmungsorgane und den vorderen Teil des Verdauungstraktus bis zum Magen einschließlich, der Accessorius einige Muskeln des Vorderkörpers (Musculus trapezius, sternocleidomastoideus) und der Hypoglossus die Zungenmuskulatur.

Die Nerven des Rückenmarks, die Spinalnerven, entspringen mit zwei Wurzeln, einer dorsalen, mit Spinalganglion versehenen sensibeln (nicht rein), und einer ventralen motorischen (s. Fig. 109). Nach ihrer Vereinigung teilt sich der Nerv wieder in zwei Äste, einen dorsalen gemischten und einen ventralen motorischen. Der erstere versorgt das Integument (daneben auch einige Muskeln), ist also der dem Tastsinn dienende Teil des Nervensystems.

Ein Teil der Spinalnerven tritt zu Geflechten (Plexus) zusammen, von wo die Extremitäten mit Nerven versorgt werden. An dem die vorderen Extremitäten innervierenden Plexus cervico-brachialis nehmen gewöhnlich der 6. bis 8. Spinalnerv teil, doch können auch noch andere hineinbezogen werden, z. B. der 5. bei *Platydaetylus*, der 9. und 10. bei *Varanus*.



Der hintere Plexus lumbo-sacralis ist noch weniger beständig nach der Zahl der ihn zusammensetzenden Nerven. Konstant nimmt nur der zwischen den beiden Sakralwirbeln durchtretende Nerv daran teil, den G e g e n b a u r als eigentlichen Sakralnerven bezeichnet. Vom Plexus lumbo-sacralis werden die hinteren Extremitäten mit Nerven versorgt.

Diese Plexus bleiben, im Gegensatz zu den fußlosen Gymnophionen, bei den fußlosen Reptilien (Schlangen) erhalten.

Das sympathische Nervensystem sondert sich entwicklungsgeschichtlich aus den Spinalnerven ab und bleibt auch stets mit ihnen durch Äste verbunden. Es ist der Teil des Nervensystems, der die vegetativen Lebensäußerungen regelt. Seine Äste versorgen die Eingeweide, Herz, Lunge und Gefäße, wobei sie mehrere Plexus bilden. Zwei Hauptstämme verlaufen unter der Wirbelsäule, rechts und links die Aorta begleitend. Die Entwicklung dieses Nervensystems bei den Sauriern ist eine recht beträchtliche und vom Trigeminus rückwärts stehen alle Gehirnnerven mit ihm durch Schlingen in engster Verbindung.

## 6. Sinnesorgane.

An Stelle der üblichen, rein topographischen Einteilung in die bekannten fünf Sinne empfiehlt es sich, eine erschöpfendere treten zu lassen. Wir unterscheiden danach folgende Arten von Sinnesorganen:

1. Die Organe des Hautsinnes enthalten das „Gefühl“ des gewöhnlichen Sprachgebrauches, perzipieren aber außerdem Druck und Temperatur.

2. Die Organe des chemischen Sinnes sind die Organe des „Geruches“ und „Geschmackes“.

3. Die Organe der höheren Sinne, nämlich „Gehör“ (nebst statischem Sinn) und „Gesicht“.

**Hautsinnesorgane.** Über die Bedeutung der Hautsinnesorgane können wir uns bei Tieren nur eine Vorstellung machen nach Analogieschlüssen der bei den Menschen experimentell gewonnenen Resultate. Diese werden natürlich, je weiter wir uns im System vom Menschen entfernen, um so unsicherer. Dazu kommt, daß wir zum Teil auch beim Menschen über die Funktion der einzelnen Organe nicht immer sicher unterrichtet sind, wodurch die Unsicherheit bei tieferstehenden Wirbeltieren natürlich nur noch erhöht wird.

Bei den Hautsinnesorganen haben wir freie Nervenendigungen und aus Zellen bestehende Sinneskörperchen.

Die freien Nervenendigungen scheinen die Schmerzempfindung zu vermitteln. Solche finden sich, wie schon L e y d i g zeigte, dem wir überhaupt die erste genauere Kenntnis der Reptilienhaut verdanken, überall in der Haut der Reptilien und stehen hier oft mit Chromatophoren in Verbindung.

Andere Hautsinnesorgane sind die „Tastkörperchen“ oder die „becherförmigen Sinnesorgane“ *Leydigs*, die „Tastflecken“ anderer Autoren, Zellen, die in der Kutis liegen, an die Nerven herantreten und über denen die Epidermis weniger verhornt und pigmentfrei ist und die in ganz bestimmter Anordnung auf den Schuppen stehen (s. Fig. 136). Sie werden als Homologa der Organe der Seitenlinie wasserbewohnender Wirbeltiere einerseits aufgefaßt und anderseits mit den *Grandry*schen Körperchen der Vögel und den *Merkel*schen der Säugetiere in Verbindung gebracht. Sie liegen bald über den ganzen Körper zerstreut, bald nur am Kopf und sind, wie auch die freien Nervenenden, besonders an den



Fig. 136. Tastflecken (T) auf den Schuppen von *Rhinophis trevelyamus*. (Nach Baumeister.)

Lippen angehäuft und weisen so schon auf die Vögel hin, bei denen Schnabel und Zunge vorwiegend Sitz des Tastsinns ist.

Ein anderes Hautsinnesorgan, dessen Bedeutung ganz zweifelhaft ist, sind die zwischen Nase und Augen befindlichen Kopfgruben der Giftschlangen, von denen die „Grubenottern“ (*Crotaliden*) ihren Namen haben. Ähnliche Gruben finden sich vor dem Auge bei den harmlosen Nattern *Bothriolytus* und *Botrophthalmus* und in den Labialschildern der *Boiden* und *Pythoniden*.

Die Geschmacksorgane sind Komplexe von Sinnes- und Stützzellen, die von einem Geflecht von Nervenfäserchen am distalen Ende umfaßt werden. Sie führen den Namen Geschmacksknospen, treten bei Reptilien spärlich auf und sind auf bestimmte Stellen der Schleimhaut des Mundes beschränkt. Bei Krokodilen z. B. stehen sie sehr zerstreut nur auf dem Zungenrücken zwischen den verhornten Papillen (*Rathke*) und am Eingang des Schlundes.

**Nase.** Das Geruchsorgan öffnet sich nach außen mit zwei Gängen. Es besteht bei den Reptilien, mit Ausnahme der Schlangen, aus zwei Abteilungen, einem mit flachem Epithel ausgekleideten Vorhof und der inneren Nasenhöhle (s. Fig. 189—190). Diese letztere öffnet sich, wenn kein harter Gaumen gebildet ist (Eidechsen, Schlangen), direkt in die Mundhöhle. In ihr liegt die Endausbreitung des Nervus olfactorius. In ihr liegt ferner ein schwach gerollter Vorsprung der Oberkieferwand, die Muschel (*Concha* oder *Maxilloturbinale*), welche die innere Nasenhöhle in einen oberen, das Riechepithel enthaltenden Abschnitt (*Pars olfactoria*) und einen unteren, nur der Atmung dienenden (*Pars respiratoria*) teilt; wenigstens ist von den Krokodilen aufwärts diese Teilung durchgeführt. In diesen unteren Abschnitt mündet auch der Tränen-Nasenkanal, der die Nasenhöhle mit der Augenhöhle verbindet. Reichliche Drüsen sorgen für eine Feuchthaltung der Haare des Riechepithels. Unterhalb der Nasenhöhle, aber nicht in Verbindung mit ihr, liegen zwei Höhlen im Vomer, die mit Riechepithel ausgekleidet sind und sich durch einen Gang in die Mundhöhle öffnen, das sogenannte



**Jacobsonsche Organ.** Sein Zweck ist nicht ganz klar, doch scheint es mir nicht unwahrscheinlich, daß es mit der Nahrungsaufnahme in Zusammenhang steht. Es ist durch Untersuchung festgestellt, daß manche Speisen nicht durch den Geschmackssinn, sondern durch den Geruchssinn auf uns wirken. Es ist nun möglich, daß das mit Riechepithel versehene **Jacobsonsche Organ**, das sich ja nach Ansicht mancher Forscher entwicklungsgeschichtlich von der Nasenhöhle herleitet, zur Perzeption der Speisegerüche dient, daß also mit seiner Hilfe die Speisen in ähnlicher Weise geprüft werden, wie es die Atemluft wird, durch Verbindung des Riechorgans mit dem respiratorischen Teil.

Von dem geschilderten Bau des Geruchsorgans gibt es nun einige Abweichungen. Zunächst kann das **Jacobsonsche Organ** fehlen (Schildkröten und Krokodile) oder sehr rudimentär sein (Chamäleon). Es handelt sich dabei aber um eine Reduktion, da es embryonal stets angelegt wird.

Daß bei den Schlangen der Vorhof fehlt, wurde schon erwähnt.

Die Lage von Vorhof zur Nasenhöhle kann sich ändern, indem die beiden Abschnitte über- oder nebeneinander weg verschoben sind und nicht mehr hintereinander liegen.

Bei den Krokodilen finden sich schon bei manchen Sauriern angedeutete luftführende, jedoch der Riechzellen entbehrende, in die benachbarten Knochen eindringende Nebenhöhlen der Nase.

Während die Bedeutung all dieser Änderungen nicht klar ist, kann die durch Ausbildung eines harten Gaumens bei Schildkröten und Reptilien nach hinten verlagerte Choanenöffnung als Anpassung an das Wasserleben angesehen werden und wird dort (S. 334) eingehend besprochen werden.

**Auge.** Am Sehorgan der Wirbeltiere haben wir den perzipierenden Teil von den akzessorischen Teilen des Auges zu trennen.

Der erstere, der Augapfel, hat seinen Namen von der kugeligen Gestalt, wobei der Nerv mit dem Stil eines Apfels verglichen werden kann. Er wird von drei konzentrischen Membranen eingehüllt, die häufig einen Ring von Verknöcherungen enthalten. Der äußersten, der Sclera, liegt der Schutz des ganzen Organes ob. Bei vielen Reptilien und allen Vögeln enthält sie einen Ring von Verknöcherungen (Sclerotalring). Sie wird im vorderen, meist stärker gekrümmten Teil zur durchsichtigen Hornhaut (Cornea). Nach rückwärts geht sie in die Opticusscheide und von dort aus in die Dura mater über. Die zweite Haut ist die Chorioidea, die mit ihren zahlreichen Blutgefäßen für die Ernährung des Auges sorgt. Die innerste Membran ist die Netzhaut (Retina), der perzeptorische Teil des Auges. Dort wo die Sclera zur Cornea wird, wird die Chorioidea zur Iris, zu deren Bildung allerdings auch die äußerste Schicht der Retina, die Pigmentschicht, beiträgt. Wo die Iris an der Wölbung der Cornea nicht teilnimmt, entsteht zwischen beiden ein Raum, die vordere Augenkammer.

In der Mitte ist die Iris von einer Öffnung, der Pupille, durchbohrt, die durch zwei der Iris eingelagerte Muskeln (*Musculus sphincter* und *Musculus pupillae*) verengert und erweitert werden kann. Hinter der Pupille liegt die Linse, ein durchsichtiger Körper. Zwischen ihr und der Iris bleibt eine Höhlung, die hintere Augenkammer. Sie ist ebenso wie die vordere Augenkammer mit Flüssigkeit erfüllt. In die hintere Augenkammer ragt die Chorioidea mit einigen Falten, den Ziliarfalten, das *Corpus ciliare*, hinein. Daran ist die Linse mittels der Zonulafasern aufgehängt. Ferner enthält der Ziliarkörper die Binnenmuskulatur des Auges, den *Musculus ciliaris*, der bei der Akkommodation eine wichtige Rolle spielt.

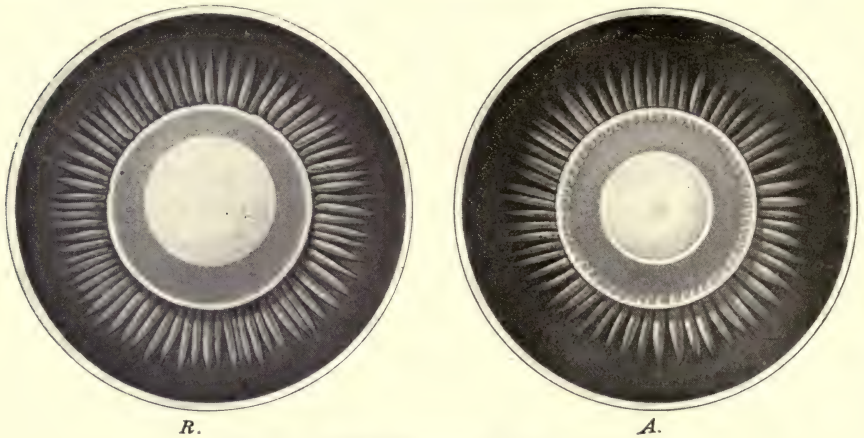


Fig. 137. Schildkrötenauge. (Nach C. Heß.)  
R in Ruhe; A in Akkommodation.

Er soll den Schlangen fehlen und bei ihnen durch einen besonderen, der Iris eingelagerten Ringmuskel ersetzt sein.

Die Linse selbst ist im Ruhezustand ein lichtbrechender, kugelig Körper, der bei den Reptilien und Vögeln von einem äquatorialen, besonders hohen Epithel, dem Ringwulst, umgeben ist. Die Brechkraft der Linsen ist verschieden und hängt von ihrem Krümmungsradius ab. Durch dessen Veränderungen können die meisten Landtiere, mit Ausnahme der Amphibien (vgl. S. 192), ihr Auge auf größere oder geringere Entfernung einstellen, akkommodieren. Die Augen aller Landtiere sind im Ruhezustand für die Ferne eingestellt, sie müssen also für die Nähe akkommodieren. Während man früher, noch B e e r war der Ansicht, annahm, daß von den Reptilien an aufwärts der Akkommodationsmechanismus aller Wirbeltiere gleich sei, haben neuere Untersuchungen von H e ß gezeigt, daß er bei Reptilien und Vögeln anders gestaltet ist als bei den Säugern. Freilich ist dabei zu betonen, daß der von H e ß festgestellte aktive Druck des Ziliarkörpers auf die Linse für die Vögel schon 1898 von R a b l und 1909 von F r a n z auf Grund anatomischer Befunde angenommen wurde.



Bei den Sauropsiden nämlich hat der Ziliarkörper Fortsätze. Diese bleiben bei der Akkommodationsruhe etwas von der Linse entfernt (Fig. 137 R). Durch Kontraktion der Binnenmuskulatur des Auges bei Akkommodation wird der Ziliarkörper derartig fest an die Linse gedrückt, daß die freien Enden seiner Fortsätze an ihr plattgedrückt werden: „Durch die Linse hindurch erblickt man jetzt, im kontrahierten Zustand, an deren Vorderfläche, die etwas vergrößert erscheinenden vorderen Enden der Ziliarfortsätze, die man vorher peripher vom Linsenrande gesehen hatte“ (Fig. 137 A). So übt der Ziliarkörper einen Druck auf die Linse aus, wodurch sie stärker gewölbt wird. Während sie sonst in Ruhelage nur in flacher Wölbung aus der Pupille herausragt (Fig. 138 R), tritt sie nun in starker Wölbung hervor (Fig. 138 A).

Die Pupille wird durch Zusammenziehung der Irismuskulatur kleiner. Deren Kontraktion ist daran zu erkennen, daß man bei der Akkommodation

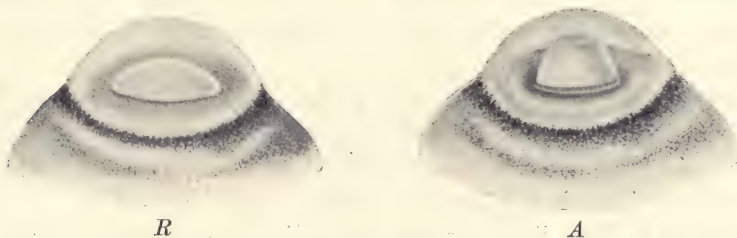


Fig. 138. Schildkrötenauge. (Nach Heß.)  
R in Ruhe; A in Akkommodation.

eine ziemlich tiefe, scharf begrenzte, nach hinten gerichtete Furche in der Iris sieht, während diese in der Ruhe ziemlich eben ist (vgl. Fig. 138).

Von diesem Akkommodationsmodus sollten die Schlangen abweichen. Sie sollten nicht durch Veränderung des Krümmungsradius der Linse, sondern wie die Fische und Amphibien durch Lageveränderung der Linse akkommodieren. Nur die Würfelnatter und deren Verwandte sollten davon eine Ausnahme machen und wie die übrigen Reptilien durch Veränderung der Linsenwölbung akkommodieren. Hierbei mußte es, wie Heß mit Recht hervorhebt, auffallen, daß bei den Reptilien zwei verschiedene Akkommodationsmechanismen wirksam sein sollten, noch befremdlicher war aber, daß sie gar bei so nah verwandten Tieren wie Würfelnatter und Ringelnatter ungleich wären. Aber Heß hat es wahrscheinlich gemacht, daß auch alle Schlangen wie die übrigen Reptilien durch wenn auch vielleicht sehr geringe Linsenwölbung akkommodieren. Zumal er bei ihnen auch die von Cuvier und Leuckart vermißten Ziliarfortsätze feststellen konnte. Aber es kommt bei den Schlangen noch eine zweite Art der Akkommodation hinzu. Es befinden sich nämlich in der Sclera dicht hinter der Kornea zwei kleine Falten, in deren Umgebung die Sclera bei der

Akkommodation gegen das Augeninnere eingezogen wird, wodurch die nach vorn gelegenen Teile stark gewölbt werden, so daß hier eine Hornhautakkommodation wie bei den Vögeln vorzuliegen scheint.

Der Äquatorialring, welcher die Linse umgibt, hat, wie Heß meint, den Zweck, für eine gleichmäßige Verteilung des vom Ziliarkörper ausgeübten Druckes zu sorgen.

Wir dürfen die Akkommodation nicht verlassen, ohne der Wirkung der Iris zu gedenken. Deren Bedeutung scheint mir bisher nicht klar genug erkannt zu sein. Man begnügte sich einfach damit, zu sagen, daß sie zum Abblenden allzu zahlreicher Lichtstrahlen diene. Ihre Wirkung ist aber noch eine weitere, wie der photographische Apparat lehrt. Stellt man bei ihm auf die Nähe ein, so sind im Bilde nur die Gegenstände, welche sich in einer bestimmten Entfernung vom Objektiv befinden, „scharf“, alles was vor oder hinter dieser Zone liegt, erscheint „unscharf“. Um nun auch diese letzteren Gegenstände scharf zu bekommen, muß man abblenden. Durch das Abblenden erhält also das Bild mehr „Tiefe“, es kommt Perspektive hinein.

Diese Erwägung zeigt uns, daß auch bei einäugigem (monocularem) Sehen ein perspektivisches Bild, ein Formensehen, eben mit Hilfe der Abblendevorrichtung der Iris wenigstens in beschränktem Maße möglich ist, daß es dazu nicht eines binocularen Sehens bedarf.

Hinter der Linse liegt der große kugelige Glaskörper. Er wird umgeben von der innersten Schicht, der schon erwähnten Netzhaut.

Diese hatten wir schon einmal innen an der Chorioidea getroffen. Ihr Bau (s. Fig. 139) ist ein sehr komplizierter. Man kann an ihr neun Schichten unterscheiden. Es sind das von außen nach innen das Tapetum nigrum, die Stäbchen- und Zapfenschicht, die Limitans externa, die äußere Körnerschicht, die äußere granulierte Schicht, die innere Körnerschicht, die innere granulierte Schicht, die Ganglienzellenschicht, die Nervenfaserschicht, die Limitans interna. Außerdem gehen durch die ganze Retina von der Limitans externa bis Limitans interna Stützzellen, die Müller'schen Fasern. Durch Verschmelzung von deren Enden werden eben die beiden Grenzmembrane gebildet.

Diese neun Schichten können in zwei Hauptabteilungen zusammengefaßt werden. Die Schicht der äußeren Körner und die Stäbchen- und Zapfenschicht, die Sehzellen, bilden zusammen das Sehepithel, die sechs inneren dem Glaskörper zunächst liegenden Schichten das Ganglion opticum. Denn nicht nur die Ganglienzellenschicht, sondern auch die inneren Körner sind Ganglien des Sehnerven. Dieser strahlt in die Nervenfaserschicht aus und wird durch die beiden gangliösen Schichten mit seinen Endapparaten, den Sehzellen, verbunden. Bei der Verknüpfung der Netzhautelemente müssen wir Querleitungen und Horizontalleitungen unterscheiden, die beide in der



inneren Körnerschicht liegen, in der wieder drei Elemente unterschieden werden können:

1. Die horizontalen Zellen, welche die äußere Schicht der inneren Körner bilden.
2. Die bipolaren Zellen, welche die Verbindung des Sinnesepithels mit den Ganglienzellen des Nervus opticus herstellen.

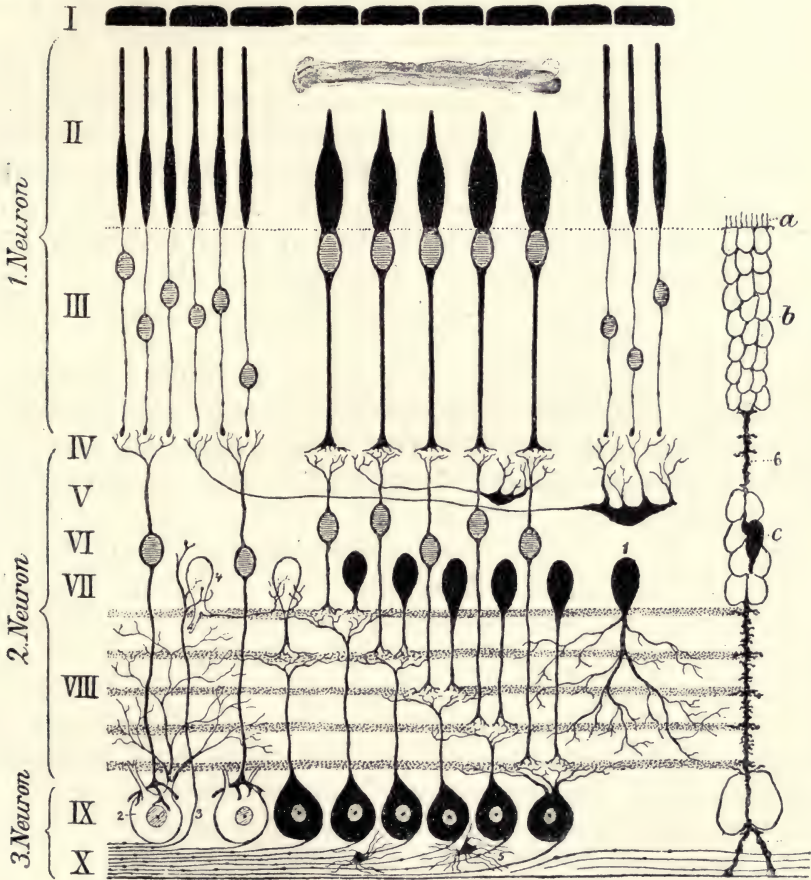


Fig. 139. Schema des Baues der menschlichen Retina. (Nach Greif aus Pütter.)

I Pigmentepithelschicht; II und III Sehepithel; II Stäbchen- und Zapfenschicht; III Körner der Sehzellen; IV äußere plexiforme Schicht; V Schicht der horizontalen Zellen; VI Schicht der bipolaren Zellen; VII Schicht der Amakrinen; VIII innere plexiforme Schicht; IX Ganglienzellschicht; X Nervenfaserschicht. — 1. diffuse Amakrinenzellen; 2. diffuse Ganglienzellen; 3. zentrifugale Nervenfasern; 4. Assoziationsamakrinen; 5. Murogliazellen; 6. Müllersche Radiärfasern; a Faserkorb; b seitliche Buchten; c Kern.

3. Die Amakrinen, welche zu den wesentlich horizontal verzweigten Zellen gehören. Sie bilden die innerste Schicht der inneren Körner, kommen jedoch vereinzelt auch im Ganglion opticum vor und werden als diffuse und Assoziationsamakrine unterschieden.

An der Eintrittsstelle des Nerven in das Auge fehlen natürlich diese Seh-

zellen. Hier entsteht ein für Licht unempfindlicher „blinder Fleck“. Im Gegensatz dazu findet sich eine stärkste Anhäufung der Sehzellen in einem Bezirk, der der Linse genau gegenüberliegt, nach außen oder schläfenwärts vom blinden Fleck, das ist die Area centralis, das Gebiet des schärfsten Sehens. Beim Fixieren eines Gegenstandes wird das Auge so eingestellt, daß dorthin sein Bild fällt. In der Mitte der Area centralis findet sich häufig eine Vertiefung oder ein auffallend gefärbter Punkt, die Fovea centralis („Netzhautgrube“), wenn eben eine solche vorhanden ist.

Aus dieser Beschreibung der Retina folgt, daß der durch Linse und Glaskörper einfallende Lichtstrahl zunächst das Ganglion opticum passieren muß, um an die ihn perzipierenden Sehzellen heranzutreten. Diese funktionell unzweckmäßige inverse Lagerung der Retina erklärt sich aus der Entwicklungsgeschichte des Auges. Es entsteht nämlich als eine Ausstülpung des Gehirns. Die so gebildete hohle Blase wird dann durch Bildung der Linse und des Glaskörpers sekundär zu einem doppelwandigen Becher, dem Augenbecher, eingestülpt, dessen äußere Wand das Tapetum nigrum, dessen innere die Retina ist.

Ein Organ des Auges muß ich noch erwähnen. Es ist dies der sogenannte Fächer, Kamm oder Pecten, ein Vorsprung, der von der Eintrittsstelle des Sehnerven in den Glaskörper hineinragt. Ich werde bei den Vögeln eingehender darauf zurückkommen. Unter Reptilien fehlt er nur den Schildkröten und Sphenodon.

Bei den Augen der Säugetiere unterscheidet man bekanntlich zwei Arten von lichtaufnehmenden Zellen, Stäbchen und Zapfen. Bei Schildkröten, Sauriern und Schlangen scheinen nur oder wenigstens fast nur Zapfen, allerdings in zwei Formen, als einfache und Doppelzapfen, vorzukommen. Die Krokodile dagegen haben sowohl Zapfen (kurze Sehzellen) als Stäbchen (lange Sehzellen). Nun hatte man seit M. S c h u l t z e allgemein angenommen, daß die Zapfen dem Farbenempfinden, die Stäbchen der Lichtempfindung dienen. Bei Tagtieren sollten die Zapfen überwiegen oder allein vorkommen, bei Nachttieren die Stäbchen. Und so finden sich denn einzig gerade bei den Krokodilen, die sich schon durch ihre gespaltene Pupille als Dämmerungstiere ausweisen, Stäbchen in überwiegender Menge (nur in der Umgebung der Fovea centralis überwiegen die Zapfen), während sie bei den übrigen Reptilien, die das helle Tageslicht lieben, ganz zurücktreten. Ähnliches wurde auch von anderen Nachttieren behauptet. So schrieb M a x S c h u l t z e über die Augen der Nachtvögel: „Die Eulen gleichen fast den Fledermäusen; in ihrer Retina sinken die Zapfen gänzlich zurück, während die Zahl der Stäbchen enorm zunimmt.“ Dies ist dann ohne Nachprüfung zum Teil mit Übertreibung in die Literatur übergegangen, obwohl schon W. K r a u s e behauptete, daß die Eule ebensoviel Zapfen habe als der Falke. Und die neueren Untersuchungen von F r a n z, H e ß



und anderen bestätigen dies. So schreibt Heß: „Die Stäbchen sind zahlreich und verhältnismäßig lang . . . , daß die Zahl der Zapfen in dieser Ohrennetzhaut über eine Million betrug. Für zwei Käuzchennetzhäute ergab eine ähnliche Berechnung  $2-2\frac{1}{2}$  Millionen Zapfen mit gelben Kugeln.“ Und seine neuesten Versuche sind nach Heß' eigenen Worten „schwer mit der Annahme vereinbar, nach welcher die Stäbchen die ausschließlichen Organe für Dämmerungsseher sein sollen und den Zapfen die Fähigkeit adaptiver Veränderungen mehr oder weniger fehlen soll; denn die Grenzen der Wahrnehmbarkeit der Futterkörner bei verschiedenen Adaptionszuständen sind für die an Stäbchen verhältnismäßig so sehr armen und den Purpur höchstens in Spuren zeigenden Netzhäuten der Tagraubvögel kaum oder gar nicht verschieden von jenen für die an Stäbchen und Purpur so reiche extrafoveale Menschenetzhaut“.

So hat denn Pütter in seiner etwas älteren zusammenfassenden Darstellung gegen die ältere Ansicht von der Bedeutung der Stäbchen und Zapfen gewichtige Einwände erhoben. Er zeigte, „daß man von morphologischen Gesichtspunkten eine ganze Menge von Sehzellen aufstellen muß, daß aber eine Einteilung in Stäbchen und Zapfen für vergleichende Zwecke ganz unbrauchbar ist“. Denn wenn man an den Sehzellen den Zellkörper, Außen- und Innenglieder und ein die Verbindung mit der centripetalen Ganglienzelle herstellendes Fußstück unterscheidet, so zeigt eine vergleichende morphologische Untersuchung, daß diese einzelnen Elemente nicht in der Kombination wie in der Retina beim Menschen auftreten, sondern daß eine Vielheit der Typen existiert, „und es ist lediglich eine Sache des Taktes, wieviel derartige Typen man aufstellen will“. Nicht die allgemeine Form, sondern die Gestaltung des Fußstückes, welches ja die Verbindung mit der Ganglienzelle (innere Körnerschicht) herstellt, sei von wesentlicher Bedeutung. Diese ist entweder knopfförmig oder baumartig verzweigt, dendritisch, und danach sollen, wenn man die liebgewordenen Ausdrücke beibehalten will, Zapfen bzw. Stäbchen unterschieden werden. Die Zapfen, deren Reizwert sehr hoch ist, finden sich in der Macula lutea des menschlichen Auges, dem die höchste Farbentüchtigkeit zukommt; allein sie vermitteln also Farbenwahrnehmungen.

Der Reizwert der Stäbchen ist ein sehr niedriger, so daß anzunehmen ist, daß erst „durch Summation einzelner Erregungszustände, die einzeln nicht stark genug wären, die Ganglienzelle (bipolare) zu erregen, eine wirk-same Erregung zustande käme“. Auf dieses Zusammenwirken deute auch die Verzweigung ihres Fußstückes hin. Dadurch sollen sie das Formen- bzw. Bewegungssehen vermitteln.

Bei den Reptilien, deren mannigfach gestaltete Sehzellen in ziemlicher Willkür bald als Zapfen, bald als Stäbchen beschrieben worden sind, sollen sich nach dieser Definition nur Zapfen finden.

Für den feineren Bau der Sehzellen (s. Fig. 140) sei noch weiter bemerkt, daß die Außenglieder aus einer stark lichtbrechenden Substanz bestehen und vielfach durch Sehpurpur gefärbt sind.

Das Innenglied enthält einen als Ellipsoid bezeichneten Körper unbekannter Bedeutung und bei den Zapfen Ölkugeln, die verschieden gefärbt sein können. Bei Testudo z. B. sind sie rubinrot, hellgelb, dunkelgelb, graugrün und farblos. Diese Farben kommen in verschiedenen Nuancen bei allen Schildkröten vor.

Besonders eingehend sind neuerdings diese Verhältnisse von Heß bei Vögeln studiert. Danach liegen die farbigen Ölkugeln an der Grenze von Außen- und Innenglied und bilden einen so vollständigen Abschluß, daß das Außenglied nur von Strahlen getroffen wird, die durch die farbigen Ölkugeln des Innengliedes hindurch gegangen sind. Das Außenglied nämlich ist nach Heß der Ort der primären Reizung für die Farbenwahrnehmung. (Heß hat seine Untersuchungen nur an Hühnern und Tauben gemacht, doch ist eine Verallgemeinerung wohl nicht unzulässig.)

Die Augenbewegungen, die den Zweck haben, einerseits das Bild zu fixieren, d. h. auf eine bestimmte Stelle der Netzhaut, die des schärfsten Sehens, zu bringen, tragen auch anderseits zu Vergrößerungen des Gesichtsfeldes bei. Um sie zu ermöglichen, ist natürlich ein Muskelapparat nötig. Es sind im ganzen sieben Muskeln (mit Ausnahme der Schlangen), die mit einem Ende am Augapfel ansetzen und sich mit dem anderen an den Knochen der Orbita inserieren, vier gerade,

zwei schiefe und der Zurückzieher des Auges (letzterer fehlt den Schlangen).

Zum Schluß sind noch die Schutzorgane des Auges zu besprechen. Dies sind die Augenlider und der Drüsenapparat des Auges. Die Augenlider sind eine obere und eine untere Hautfalte, wozu noch eine dritte tiefer gelegene, die sogenannte Nickhaut kommt, die das Auge vom inneren Winkel her überzieht. Diese Organe dienen dem Schutz der Hornhaut, dem Lichtabschluß und der gleichmäßigen Verbreitung der Drüsensekrete. Letzteres ist speziell Aufgabe der Nickhaut.

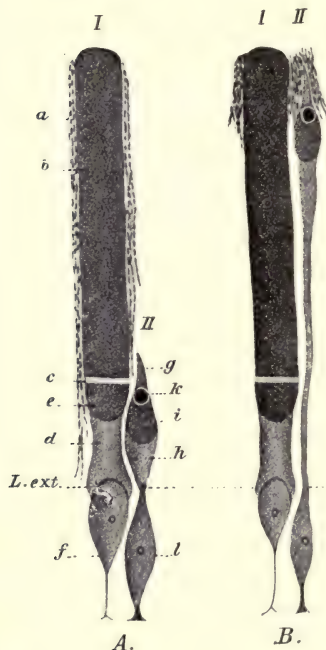


Fig. 140. Sehelemente des Frosches. (Nach Greeff aus Pütter.)

A Lichtfrosch; B Dunkelfrosch;  
a Fortsätze der Pigmentzellen;  
b Außenglieder der Stäbchen; c helle  
Zwischenscheiben; d Innenglied mit  
e Stäbchenellipsoid; f Stäbchenkorn;  
g Zapfenaußenglied; h Zapfenninnenglied;  
i Zapfennellipsoid; k Ölkugel;  
l Zapfennkorn; L. ext. Limitans  
externa.



Von den Augenlidern pflegt das untere besser entwickelt zu sein als das obere. Selbst bei den Schildkröten, wo beide gut ausgebildet sind, scheint das untere stärker entwickelt zu sein. Dementsprechend ist auch beim unteren die Muskulatur kräftiger, so daß das obere dagegen verhältnismäßig wenig beweglich ist (bei den Amphibien unbeweglich). Meistens ist es das untere, das über das Auge gezogen wird. In der Mitte hat es dann bei den Sauriern eine mehr oder weniger durchsichtige Stelle. Es kann, ohne das Sehen zu hindern, vor das Auge gezogen werden (Scinciden) oder schließ-

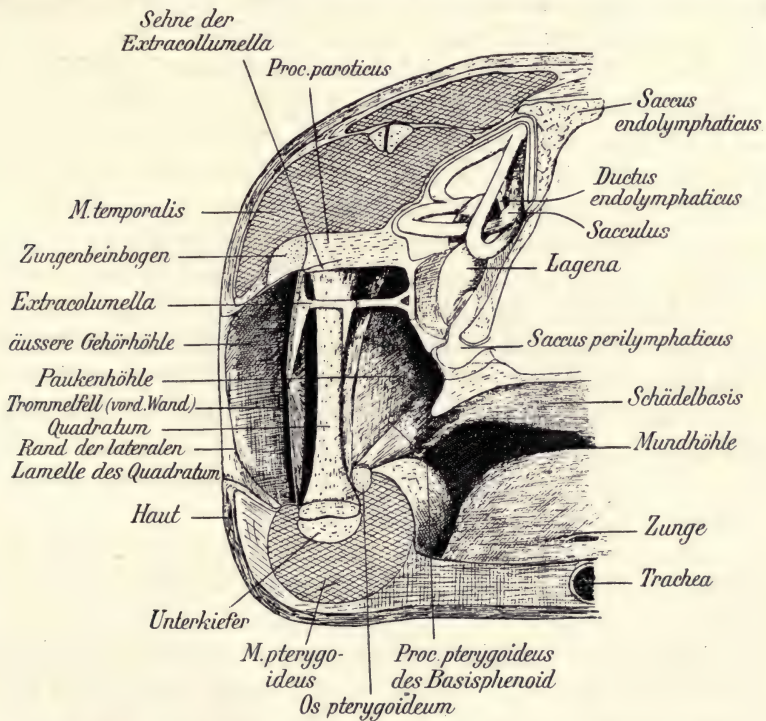


Fig. 141. Ohrgegend der Reptilien (schematisch). (Nach Versluys.)

lich mit dem oberen verwachsen und so eine transparente Kapsel vor dem Auge bilden (Schlangen, Amphisbaeniden). Dies stellt eine besondere Anpassung an die grabende Lebensweise vor.

Der Drüsenapparat besteht aus zwei Drüsen: der Tränendrüse und der Har der schen oder Nickhautdrüse. Jene liegt im Schläfenwinkel des Auges und sondert ein flüssig salziges, diese im Innenwinkel gelegen, mehr ein fettiges Sekret ab. Beide Sekrete dienen zur Anfeuchtung und Geschmeidighaltung der Hornhaut. Ihre Ableitung findet durch den Tränennasenkanal statt. Sphenodon scheint die Tränendrüse ebenso wie den Amphibien zu fehlen, während bei den Krokodilen noch eine dritte Drüse am unteren Augenlid dazukommt.

Ein Sinnesorgan, das sich in der Anlage bei allen Wirbeltieren findet, aber nur noch bei wenigen Reptilien ausgebildet ist (Sphenodon und eine Anzahl Saurier) ist das sogenannte Parietal- oder Pinealauge, das in ähnlicher Weise wie die Augen aus dem Hirn, und zwar aus einer Ausstülpung der Zwischenhirndecke, Epiphyse, hervorzugehen scheint. Es ist in verschiedener Weise bei den verschiedenen Spezies ausgebildet. Wo es am vollständigsten entwickelt ist, wie bei Sphenodon, Pseudopus u. a., können wir Linse, Retina mit mehreren Schichten und Glaskörper unterscheiden. Da an dieses Organ außerdem ein Nerv herantritt, haben wir es also mit einem Apparat zur Aufnahme von Lichtreizen zu tun.

**Ohr.** Das Ohr (s. Fig. 141) wird dadurch besonders kompliziert, daß es gleichzeitig die Organe für zwei Sinne enthält, für den statischen Sinn und für den Gehörsinn. Ein „äußeres Ohr“ ist durch eine Hautfalte nur bei den Eidechsen angedeutet. Bei Geckonen ist das Trommelfell so tief gelagert, daß dadurch eine Art äußerer Gehörgang entsteht. Auch bei den Krokodilen schließt eine bewegliche Hautfalte den Gehörgang und schützt das Trommelfell vor äußeren Reizungen. Vom Trommelfell nach innen liegt ein weiter Raum, die Paukenhöhle (Cavum tympani), die durch einen Gang mit der Rachenhöhle in Verbindung steht (Tuba Eustachii). Dieser Teil des Ohres wird auch Mittelohr genannt. In der dem Trommelfell gegenüberliegenden knöchernen Wand des Mittelohrs befinden sich zwei Durchlochungen, die Fenestra ovalis und darüber die Fenestra rotunda, welche zu den Sinnesapparaten des Ohres führen, und zwar die obere in das Labyrinth, die untere in die Lagena.

Als schalleitende Apparate finden wir ein dem Trommelfell eingepflanztes Knöchelchen, welches sich mit einer in der Fenestra ovalis liegenden Platte verbindet.

Von diesem Typus des Mittelohrs gibt es aber erhebliche Abweichungen. Bei fußlosen Reptilien, wie Schlangen und Amphisbänen, freilich auch bei Chamäleon und Sphenodon, ist das Mittelohr reduziert. Den Chamäleon fehlt nur das Trommelfell, aber den Schlangen Trommelfell, Paukenhöhle und Tuba Eustachii. Die vom Mittelohr allein übrigbleibende Columella ist an ihrem äußeren Ende mit dem Quadratum verbunden. Da diese Apparate gerade bei im Wasser lebenden oder auf dem Boden kriechenden, meist extremitätenlosen Tieren rudimentär sind (Urodelen und Gymnophionen [freilich auch Pelobatiden] unter den Amphibien, Cetaceen unter den Wirbeltieren), nimmt man an, daß die enge Berührung mit dem umgebenden Medium eine besondere Ausbildung schalleitender Apparate überflüssig mache und daß hier die Schallwellen durch das Gewebe direkt fortgeleitet würden. In der guten Ausbildung dieser Apparate sei also eine Anpassung an das Landleben zu erblicken.

Bei den Schildkröten wird die Mittelohrhöhle in zwei hintereinander



gelegene, durch einen engen Kanal verbundene Abschnitte geteilt, worin eine gewisse Ähnlichkeit mit den Vögeln liegt.

Wir kommen nun zu den eigentlich perzipierenden Organen. Das Labyrinth besteht aus zwei Hauptabschnitten, dem oberen Utriculus, dem unteren Sacculus. Vom Sacculus geht der endolymphatische Gang aus und nach hinten und unten die Schnecke. Vom Utriculus dagegen entspringen die drei halbkreisförmigen Gänge, ein vorderer, hinterer und äußerer. Zwei von ihnen stehen senkrecht und der dritte horizontal. Alle drei bilden untereinander rechte Winkel. Je ein Ende ist zu einer Ampulle erweitert.

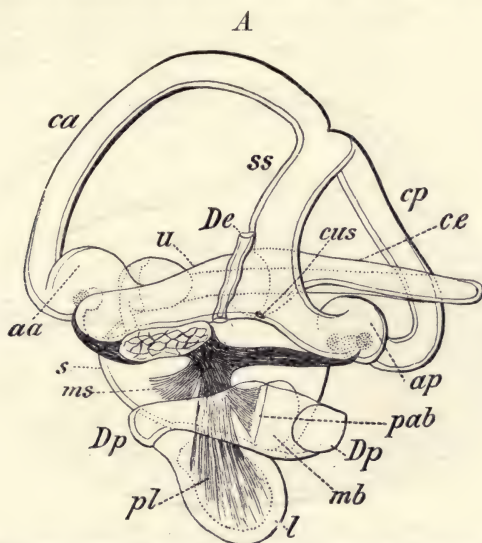


Fig. 142. Labyrinth von *Sphenodon punctatus*, medial. (Nach Retzius aus Gegenbaur.)  
*ca* äußerer; *cp* hinterer; *ce* vorderer Bogengang; *De* Ductus endolymphaticus; *u* Utriculus;  
*s* Sacculus; *aa*, *ap* Ampullen der Bogengänge; *ms* Macula acustica des Sacculus; *cus* Canalis utriculo-  
saccularis; *pab* Papilla basilaris, woraus die Schnecke der höheren Tiere hervorgeht, die hier  
schon angedeutet ist; *l* Schnecke; *pl* Papilla acustica der Schnecke; *mb* Membrana basilaris;  
*Dp* Ductus perilymphaticus.

Mit dem nicht erweiterten Ende münden sie mit einem gemeinsamen Schenkel in den Utriculus.

Diesem „knöchernen Labyrinth“ entspricht ein ihm eingelagertes „häutiges“, das das erstere jedoch nicht ganz ausfüllt, so daß zwischen den Wänden des knöchernen und des häutigen Labyrinths ein mit einer Flüssigkeit, Perilymphe, erfüllter Raum bleibt, während die im Inneren des häutigen Labyrinths befindliche Flüssigkeit als Endolymphe bezeichnet wird. In der Endolymphe finden sich zahlreiche miteinander verklebte Kriställchen (Statolithen), der Hörsand.

Die aufnehmenden Bezirke des inneren Ohres, unter welcher Bezeichnung wir Labyrinth und Schnecke (s. Fig. 142) zusammenfassen, erscheinen als Anhäufung von Sinneszellen, welche an ihrem freien Ende Härchen tragen, sogenannte Hörflecke (*Maculae acusticae*). An diese Hörflecke, die in den

drei Ampullen, Utriculus, Sacculus und Schnecke (Lagena), liegen, tritt der Hörnerv und splittert hier unter die Sinneszellen aus. Die Härchen, mit Ausnahme der in der Schnecke, tragen die Statolithen. Durch die Schwankungen der Endolymphe, welche von den Änderungen der Lage des Tierkörpers abhängen, drücken nun diese in verschiedener Weise auf die Härchen der Sinneszellen, so daß die Wirkung als statisches Organ leicht verständlich wird.

Das Experiment hat nun gezeigt, daß als statisches Organ hauptsächlich die Maculae des Utriculus und Sacculus wirken, während die in den Ampullen der halbkreisförmigen Kanäle über die Drehung des Kopfes orientieren.

Weniger klar ist es, warum bei Tieren, deren Labyrinth exstirpiert ist,

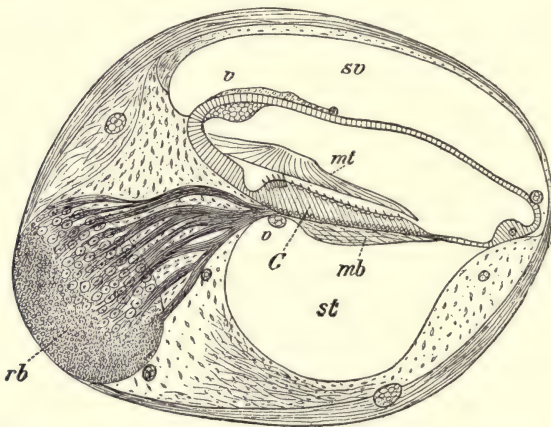


Fig. 143. Querschnitt durch die Schnecke des Alligators. (Nach Retzius aus Gegenbaur.)  
 sv Scala vestibuli; st Scala tympani; rb (Ramus basilaris) Schneckenerv mit Ganglion; mb Membrana basilaris; c Cortisches Organ; mt Membrana tectoria; o ein Blutgefäß; v Tegmentum vasculosum.

auch eine Schwächung der Muskulatur eintritt. Sollte es sich bei den Experimenten, bei welchen dieses beobachtet wurde, nicht doch noch um irgendwelche Nebenwirkungen infolge der Operation handeln?

In der Schnecke (s. Fig. 143), welche bei Reptilien ihren Namen noch mit Unrecht führt (bei Krokodilen und Vögeln wird sie zu einem längeren Schlauch; erst bei den Säugetieren zeigt sie die spiralige Aufrollung, welche ihr ihren Namen eingetragen hat), legt sich an Stelle der Statolithen über das Sinnesepithel die sogenannte Deckmembran. Die Sinneszellen selbst stehen fest, dadurch, daß der häutige Lagenasack an zwei Seiten mit dem umgebenden Knochen verwachsen ist. Gerät nun die Endolymphe in Schwankungen, so stoßen die Härchen der Sinneszellen gegen die Deckmembran und werden dadurch gereizt. Die Übertragung der Schallwellen auf die Endolymphe geschieht aber durch das Trommelfell, welches direkt von ihnen getroffen wird und seinerseits die Columella in Bewegung setzt, welche durch die Platte in der Fenestra ovalis diese Schwingungen der Endolymphe mit-



teilt. So ist es klar, daß das Sinnesepithel der Schnecke, das C o r t i s c h e Organ, das eigentliche Hörorgan ist. In ihm stehen die Sinneszellen palisadenartig nebeneinander, und es scheint, daß sie ähnlich wie die Saiten eines Instrumentes zur Abgabe, so zur Aufnahme einzelner Töne besonders abgestimmt sind.

Die Schildkröten weichen von den geschilderten Verhältnissen insofern ab, als der perilymphatische Raum außerordentlich eingeschränkt ist, so daß hier eine Fortpflanzung der Schallwellen schwer denkbar ist, und auch die Schnecke Hörsand enthält.

## 7. Muskelsystem.

Das Muskelsystem kann nur in großen Zügen geschildert werden und es sollen nur die allerwichtigsten Muskeln erwähnt werden, soweit sie nicht schon bei der Schilderung einzelner Organe (Auge, Zunge) zur Sprache kamen.

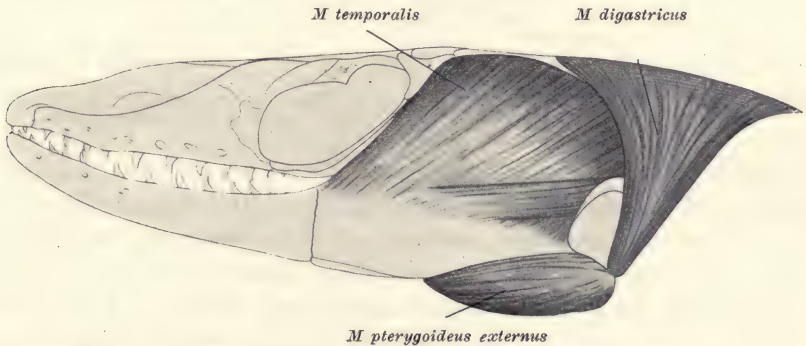


Fig. 144. *Varanus vuloticus*. Oberflächliche Muskeln. (Nach Bradley.)

Am Kopf sind die Muskeln (s. Fig. 144—146), welche zur Bewegung des Unterkiefers dienen, die wichtigsten. Zum Öffnen des Maules dient der Niederzieher des Unterkiefers, der vom Occipitale laterale kommend, am hinteren Ende (Articulare) des Unterkiefers inseriert (Musculus digastricus), zum Schließen der Heber (*M. temporalis*), welcher die Schläfen-grube ausfüllt und dessen Ansatzstelle an den Schädelknochen wechselt (z. B. Squamosum und Postfrontale bei *Phrynosoma*, Quadratum, Squamosum, Parietale und Frontale bei *Platydictylus*, Crista occipitis bei Chamäleon). Der letztere ist bei den Krokodilen schwach entwickelt, seine Aufgabe wird zum Teil von den bei ihnen ganz besonders stark entwickelten Flügelmuskeln (*M. pterygoideus*) übernommen, die bei ihnen die wichtigsten Kaumuskeln sind. Dazu kommen noch einige weitere, weniger wichtige Muskeln. Die Schlangen haben noch besondere Muskeln, welche zur Näherung und Entfernung der beiden Unterkieferhälften dienen. Bei ihnen wirkt gleichzeitig eine Kontraktion des Unterkieferhebers (s. S. 359) auf die Giftdrüse, so daß dadurch das Gift hinausgepreßt wird.

Am Halse unterscheiden wir eine oberflächliche Lage von Muskeln von den tiefen Halsmuskeln. Sie dienen zur Bewegung von Kopf und Hals, verbinden das Zungenbein mit dem Rumpfe, versorgen die Zunge und den Kehlkopf.

Im Rumpf haben wir Rücken-, Rippen- und Bauchmuskeln.

Von den Rückenmuskeln ist wohl der wichtigste der Longissimus dorsi, ein Muskel, welcher jederseits längs des Rückgrates zwischen ihm und den Rippen durch den Körper zieht. Zum Teil heftet er sich an das Ileum an,

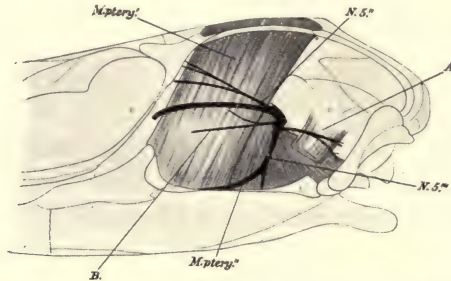
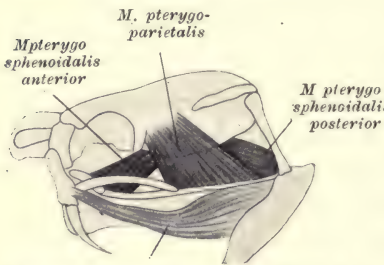


Fig. 145. Hintere Partie des Schädels von *Varanus birittatus* nach Entfernung der in Fig. 144 dargestellten Muskulatur. (Nach Bradley.)

*M. ptery.* „*M. ptery.*“ oberflächlicher bzw. tiefer Teil des Musculus pterygoideus; *A* tiefer Teil des Musculus capitimandibularis; *N. 5.*, *N. 5.*“ Nervus maxillaris bzw. mandibularis.

zum Teil setzt er sich in die Schwanzmuskulatur fort. Indem er an alle Dornfortsätze und Wirbel inseriert, ist er der wichtigste Muskel für die gegenseitige Lageveränderung dieser Teile und somit für die Bewegung der Reptilien.

Daneben mag noch der Latissimus dorsi erwähnt werden, der von den Dornfortsätzen der letzten Hals- und der meisten Rückenwirbel entspringt und sich am Humerus inseriert. Er bildet somit einen wichtigen Teil des Apparates, vermittels dessen der Rumpf zwischen den vorderen Extremitäten aufgehängt ist.



*M. transverso-masillopterygo-mandibularis*  
Fig. 146. *Dipsadomorphus dendrophilus*.  
Tiefe Muskeln. (Nach Bradley.)

Die Rippenmuskulatur spielt, wie schon erwähnt, eine bedeutende Rolle bei der Atmung, da sie durch Ausdehnung und Kontraktion die Brusthöhle verengt und erweitert. Wir haben da die Rückzieher der Rippen (*Musculi retrahentes costarum*), die unter den Rippen liegen, die Muskulatur zwischen den Rippen (*Musculi intercostales*) und die Aufheber der Rippen (*Musculi levatores*). Bei den Schlangen wird entsprechend der großen Beweglichkeit die Rücken- und Rippenmuskulatur eine außerordentlich komplizierte; so zählt beispielsweise D'Alton allein zehn Rippenmuskeln auf. Hiervon mögen hier noch die Vorwärts- und Rückwärtszieher genannt werden, um die große Beweglichkeit der Rippen bei diesen Tieren zu zeigen.



Von der Bauchmuskulatur genügt die Erwähnung des schiefen und des geraden Bauchmuskels. Der letztere verwächst mit dem der anderen Seite und bildet so an der Verwachungsstelle ein Muskelband, die *Linea alba*.

Hier müssen wir zweier zwischen Bauchfell und Bauchmuskeln eingeschlossener, wenn auch sonst schon angedeuteter, so doch erst bei den Krokodilen besser entwickelter, aber immer noch sehr dünner Muskeln gedenken. Es ist das die erste Anlage des Zwerchfells, das dann bei den Säugtieren zur Scheidewand zwischen Bauch- und Brusthöhle wird und in Beziehung zum Atmungsprozeß tritt.

Bei den Schildkröten ist aus begreiflichen Gründen die ganze Rumpfmuskulatur mehr oder weniger rudimentär. Bei den Schlangen kommt noch eine besondere, sehr komplizierte Hautmuskulatur dazu, welche eine Beweglichkeit der einzelnen Schuppen ermöglicht (vgl. S. 292).

Die sehr komplizierte Extremitätenmuskulatur kann gleichfalls nur sehr kurz besprochen werden. Die Brustmuskulatur dient zur Befestigung und Bewegung des Schultergürtels. Sie bildet mit dem breiten Rückenmuskel und einigen anderen dorsalen Muskeln zusammen den Traggurt, in dem der Rumpf hängt.

Die Beckenmuskulatur ist natürlich, da das Becken mit der Wirbelsäule fest verbunden ist, nur wenig entwickelt.

Für die freie Extremität gilt, daß die dorsale und hintere Muskulatur zum Strecken, die ventrale zum Beugen des Gliedes dient.

Als wichtigen Beuger haben wir am Arm den bekannten *Musculus biceps*, der mit zwei Köpfen vom Coracoid entspringt und an dem proximalen Ende der Beugefläche von Radius und Ulna inseriert. Bei *Sphenodon* besteht er, abweichend von allen übrigen Reptilien, aus zwei (respektive drei) vollständig getrennten Muskeln.

An der hinteren Extremität entsprechen ihm mehrere Adduktoren (drei bis vier), die vom Becken an der Beugefläche zur Tibia verlaufen.

Ebenso haben wir als Strecker am Arm vorwiegend den *Triceps*, der, vom Schulterblatt und Oberarm kommend, an der Ulna ansetzt, und dem drei bis vier Strecker am Bein entsprechen.

Die Zehenstrecker entspringen vom Schulterblatt und Oberarm bzw. Oberschenkel und verlaufen auf der dorsalen Seite ihrer Extremität, wie die Zehenbeuger auf der ventralen.

## 8. Integument.

Nachdem wir so die einzelnen Abschnitte des Körpers gewissermaßen von innen nach außen zu kennen gelernt haben, kommen wir jetzt zu dem Teil, der den ganzen Organismus nach außen abschließt, ihn umhüllt, die Haut oder das Integument. An ihm unterscheiden wir bei allen Landtieren

zwei Hauptschichten, die Oberhaut (Epidermis) und die darunter gelegene Lederhaut (Corium). Die erstere ist die wichtigere; an ihr unterscheiden wir wieder zwei Schichten: die oberflächlich gelegene Hornschicht (Stratum corneum) und eine tiefere, das Stratum germinativum oder Malpighii. Diese ist die wichtigere von beiden. Sie sorgt für die Erneuerung der Hornschicht; aus ihr nehmen die Horngebilde der Haut ihre Entstehung.

Das Corium besteht aus glatten Muskelfasern mit eingelagerten Nerven und Gefäßen. Ihm kommt hauptsächlich eine stützende Funktion zu. Und

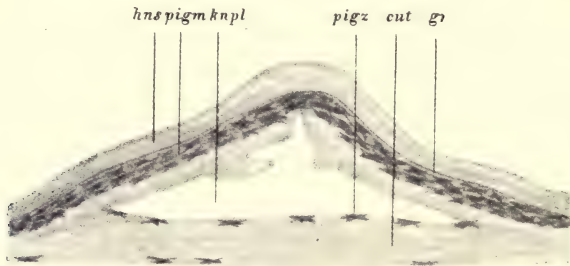


Fig. 147. Querschnitt durch eine Schuppe des Rückens von *Crocodilus vulgaris*. (Nach Stehli.)  
*hns* Hornschicht; *gr* Grenze zwischen Epidermis und Cutis; *knpl* Knochenplatte; *pigm* Pigmentzelle der Cutis.

so kann es in ihm zu Knochenbildungen kommen. Die Lederhaut braucht nicht immer in gerader Ebene gegen die Epidermis geschieden zu sein, sondern sie kann in jene hineinwuchern, Papillen erzeugen. Diese Papillen, die die Epidermis hügelartig hervortreiben, sind ontogenetisch die Ursache der Schuppenbildung. Wir kommen damit zu dem Hauptcharakter der Reptilienhaut, nämlich den Hornschuppen; ein zweiter ist die Drüsenarmut.

Über den Papillen kommt es zu einer starken Wucherung der Epidermis, besonders der Hornschicht, welche zur Bildung von Hornschuppen führt. Die Ursache dieses Verhornungsprozesses ist wohl in dem Landleben und der dadurch bedingten Gefahr des Stoßens, Ritzens usw. zu suchen. Die Schuppen können sehr verschiedene Form haben und auch noch durch Verknöcherungen im Corium (Krokodile) (s. Fig. 147) oder gar Knochenplatten des Achsenskeletts gestützt sein.

Bei Eidechsen und Schlangen und auch einzelnen Schildkröten erfährt die Hornschicht eine regelmäßige Erneuerung. Bei den Schlangen wird sie als Ganzes abgestreift (Natternhemd), bei den Eidechsen in größeren Massen und bei Schildkröten (z. B. *Chrysemys*) werden die Schilder einzeln, aber symmetrisch abgeworfen.

## 9. Urogenitalsystem.

Das Urogenitalsystem (s. Fig. 148) besteht, wie sein Name sagt, aus zwei Teilen, die allerdings eng miteinander verbunden sind, den der Abscheidung dienenden Harn- und den der Fortpflanzung dienenden Geschlechtsorganen.



Die Harnorgane beginnen mit den paarigen Nieren, die bei einigen (z. B. Krokodilen) verwachsen sein können. Aus jeder Niere geht ein Ureter (Harnleiter) hervor, der auf der dorsalen Seite durch eine Papille gemeinsam mit den Ausführungsgängen der Geschlechtsdrüsen in den Darm mündet, welcher dadurch zur Kloake wird. Die Harngänge von *Sphenodon* sind sehr kurz, da hier die ungleich großen und verschieden geformten Nieren sehr dicht bei der Kloake liegen.

Die meisten Reptilien scheinen in der Gegend der Mündung der Ureteren ein Harnreservoir, die Harnblase, zu besitzen. Sie fehlt den Amphisbänen, Varanen, einigen Schlangen und Krokodilen. Obwohl demselben Zwecke dienend, ist sie aber keineswegs ontogenetisch einheitlicher Herkunft. Sie kann entweder eine Ausstülpung der Kloakenwand, also kloakogen, oder eine Erweiterung des Allantoisstieles, also allantoidogen sein. Die meisten Saurier besitzen eine doppelte Harnblase, eine allantoidogene und eine dorsale kloakogene.

Besondere Verhältnisse liegen bei Schildkröten vor, die eine allantoidogene und daran anschließend eine ventrale kloakogene Harnblase besitzen. Bei deren Bildung handelt es sich nicht um Ausstülpung, sondern um Teilung der Kloake in Rektum und Sinus urogenitalis. Dieser Sinus urogenitalis, d. h. der in die Kloake überleitende unterste Abschnitt der Harnblase der Schildkröten, ist dem der Säugetiere vollständig homolog. Und wie bei jenen nimmt er Harn- und Geschlechtswege auf. Zwei in der Kloake, distal von der Einmündung des Sinus urogenitalis, verlaufende Falten bewirken auch hier eine unvollkommene Zweiteilung, die aber eine vollkommene werden kann, da das Tier diese Faltenklappen aktiv zu schließen vermag.

Die Geschlechtsorgane bestehen, ebenso wie die Harnorgane, aus den Drüsen, wo die Geschlechtsprodukte entwickelt werden, und den Ausführungsgängen. Im männlichen Geschlecht wird der Samen aus dem Hoden durch die ableitenden Kanälchen (Epididymis) in das Vas deferens übergeführt, welche, wie gesagt, gemeinsam mit dem Ureter in die Kloake mündet.

An den Ausführungsgängen (Müllersche Gänge) des weiblichen Geschlechts werden weitere Teile unterschieden. Ist das Ei im Eierstock gereift, so wird es vom Trichter aufgenommen, der es in den Ovidukt leitet. Vom Eileiter gelangt es in den letzten Teil, den drüsenreichen Uterus, wo es von der kalkabsondernden Schleimhaut mit der Schale versehen wird. Der Uterus mündet dann in die Kloake. Ein wesentlicher Unterschied im Bau des Uterus bei eierlegenden und lebendiggebärenden Formen ist nicht gefunden worden.

In der Kloake oder deren Nähe kommen noch verschiedene Drüsen und Organe vor, deren Zweck nicht immer klar ist; am bekanntesten ist die Analblase der Schildkröten. Es sind dies blinddarmähnliche paarige Aus-

stülpungen der Kloake, die sich in beiden Geschlechtern finden können. Duvernoy schrieb ihnen eine eigentümliche Bedeutung zu. Das Tier sollte sie nämlich mit Wasser oder Luft zur Veränderung des spezifischen Gewichtes füllen. Er wurde durch das Fehlen der Analblasen bei Landschildkröten, Seeschildkröten und Trionychidae zu dieser Ansicht gebracht. Die letzteren sollten in den mächtigen Flossen genügend kräftige Ruder besitzen,

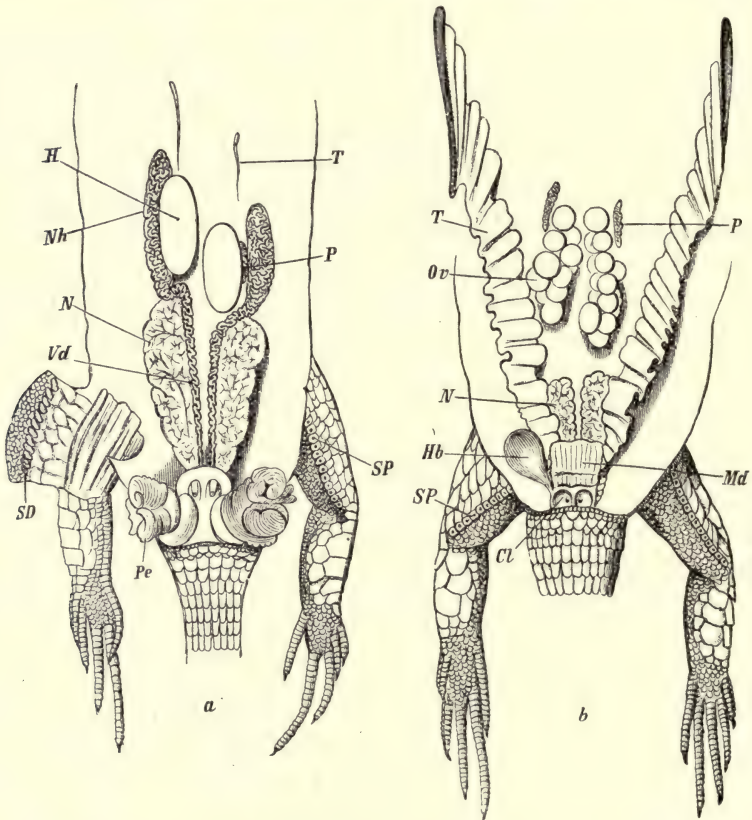


Fig. 148. Urogenitalapparat von *Laenita agilis*. (Nach Heider aus Klaus-Grobben.)  
 a des Männchens; N Niere; H Hoden; Nh Nebenhoden, (Epididymis); Vd Samenleiter (Vas deferens); P ein Rest der Urniere; T der Müllersche Gang (rudimentär); Pe Penis; SP Schenkel-poren; SD drüsenartige Epidermoidalorgane des Weibchens; Hb Harnblase; Md Enddarm (aufgeschnitten); Cl Kloake; Ov Ovarium; T der zum Eileiter entwickelte Müllersche Gang.

um dieser statischen Organe entbehren zu können. Aber diese Deutung ist um so zweifelhafter, als inzwischen auch bei den Trionychidae Analblasen nachgewiesen sind. Vielleicht dienen sie der Wasseratmung. Während diese Organe keine Drüsen zu sein scheinen, sind es die Analsäcke der Schlangen wohl sicher. Sie finden sich nur im weiblichen Geschlecht, liegen hinter der Kloakalöffnung und sondern eine starkriechende, öltartige Masse ab. Wahrscheinlich spielen sie bei der Fortpflanzung zur Anlockung oder Erregung



der Männchen irgendeine Rolle, eine Annahme, die noch dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnt, daß sie morphologisch dem Begattungsorgane der Männchen entsprechen.

Schließlich finden sich bei Sauriern in der Kloake noch eine oder zwei Drüsen, von denen eine als Homologen der Prostata der Säugetiere angesehen wird.

In noch unaufgeklärter Beziehung zur Geschlechtstätigkeit stehen zwei Fettmassen, die sich in der Gegend des Beckens der Eidechsen finden. Es handelt sich wohl um angehäuften Reservestoffe, da sie mit der Brunst zu- und abnehmen.

Wir haben nun noch die äußeren Geschlechtsorgane zu besprechen, die sich bekanntlich aus der vorderen Kloakenlippe bilden. Sie fehlen, wie schon erwähnt, Sphenodon vollständig. Bei Eidechsen und Schlangen ist der Penis den beiden Uteri entsprechend doppelt, obwohl nur jedesmal einer bei einem Geschlechtsakt in die Kloake des Weibchens gebracht wird. Sein freies Ende ist mit „Stachelzellen“ (Leydig bei Eidechsen) oder selbst stark entwickelten Stacheln (Schlangen) versehen.

Bei den Krokodilen und Schildkröten ist der Penis ein unpaarer Höcker, zeigt aber ontogenetisch und anatomisch noch seine Entstehung aus zwei Anlagen. Als letzten Rest davon finden wir bei einigen Schildkröten das freie Ende (vier, jederseits zwei Enden) paarig gespalten (Trionychidae u. a.).

Obwohl auch die weiblichen Eidechsen verkümmerte (paarige) Kopulationsorgane besitzen, findet sich eine eigentliche Klitoris doch nur bei den Krokodilen und Schildkröten.

## 10. Wachstum und Alter.

Die Entwicklung der Reptilien ist im allgemeinen eine recht langsame im Vergleich mit den Säugetieren. Es gibt wohl kein Reptil, das, wie einige Nager, schon nach wenigen Monaten fortpflanzungsfähig ist. Vor Vollendung des zweiten Lebensjahres dürften selbst gewisse kleine Formen, wie *Lacerta parva*, kaum fortpflanzungsfähig sein. Dagegen werden andere, wie *Emys picta*, erst im zehnten oder elften Jahre geschlechtsreif (Agassiz), ebenso *Crocodilus madagascariensis* (Voeltzkow). Im allgemeinen kann man sagen, je größer ein Reptil wird, um so später tritt die Geschlechtsreife ein, um so länger lebt aber auch das Tier.

Über das Wachstum einiger Schildkröten hat Agassiz einige Untersuchungen angestellt, die ich hier mitteilen will.

Art	Geschlecht	Alter	Carapax			Plastron		
			Länge	Breite in der Mittellinie	Höhd. knöchernen Gehäuses	Länge	Breite in der Mittellinie	Länge des Schwanzes
<i>Emys picta</i>	♂	2 Jahr	26 $\frac{1}{2}$	25	12	25	18	16 $\frac{1}{2}$
<i>Chrysemys picta</i>	+	3 "	42	39 $\frac{1}{2}$	17	37	24	17 $\frac{1}{2}$
	+	4 "	51	49	21 $\frac{1}{2}$	44	37 $\frac{1}{2}$	20 $\frac{1}{2}$
	+	5 "	54	51	23 $\frac{1}{2}$	50	39	21 $\frac{1}{2}$
	+	6 "	59	56	25	54	42 $\frac{1}{2}$	23 $\frac{1}{2}$
	♂	7 "	66	60	26 $\frac{1}{2}$	60	47	26
	♂	8 "	72 $\frac{1}{2}$	61	28	68	50	27 $\frac{1}{2}$
	♂	9 "	74	62	28	70	50	27 $\frac{1}{2}$
	♂	10 "	77	64	30	73	50 $\frac{1}{2}$	28
	♂	11 "	80	67	30	76	54	28 $\frac{1}{2}$
	♂	14 "	92	74 $\frac{1}{2}$	33	85	60	28 $\frac{1}{2}$
	+	25 "	121	92	43	113	80	34
	+	alt	129	96	47	120 $\frac{1}{2}$	81	37
	+	sehr jung	163	113	59	154	95	53
<i>Chrysemys (Emys) Bellii</i>	♂	6 Jahr	68	59	29	63	47	27
Gray	♂		99	77	35	92	63	40
	+		155	100	59	145	93	50

Die Riesenschlangen erreichen, um auch etwas über die Länge der größten Squamata zu sagen, eine ganz gewaltige Länge. Die Anakonda, wohl die größte von ihnen, soll nach Aussagen von Eingeborenen bis 10 m lang werden. Solche Stücke sind aber bis jetzt noch nicht zur Untersuchung gelangt. Immerhin haben verschiedene Reisende Exemplare von 5 bis 7 m erlegt. Dieselbe Länge dürfte die indische Python reticulatus erlangen, während in Afrika Python sebae mit 5 m wohl die größte Schlange ist, und die berühmte Boa constrictor wird wohl kaum länger als 4 m. Naja bungarus, die größte Giftschlange, wird bis zu 12 Fuß lang.

Über das Wachstum des Alligators hat Dittmars im zoologischen Garten in Neuyork einige Beobachtungen angestellt.

Länge	
nach dem Auskriechen aus dem Ei . . . . .	20,3 cm
" 1 Jahre . . . . .	45,8 "
" 2 Jahren . . . . .	66,0 "
" 3 " . . . . .	94,0 "
" 4 " . . . . .	120,9 "
" 8 " . . . . .	210,8 "
" 12 " . . . . .	342,9 "
" 15 " . . . . .	365,8 "

Diese Zahlen zeigen, daß das Wachstum in der Jugend bedeutend schneller vor sich geht als im Alter. Aber Hagmann macht gegen diese Zahlen



geltend, daß die Tiere in der Freiheit wohl schneller wachsen, denn junge, wilde, ein Jahr alte Exemplare von *Caiman niger* fand er bereits 1 m lang. Die größten von ihm gemessenen Exemplare waren 4,20—4,25 m lang, und ihnen möchte er ein Alter von zehn Jahren zuschreiben, obwohl ihnen nach *Ditmars* Maßen ein solches von mindestens fünfundzwanzig zukäme. Bei *Crocodylus madagascariensis* hat *Voeltzkow* 4 m Länge als Höchstmaß gefunden. Diese Tiere wachsen nach ihm in den drei ersten Jahren am schnellsten, dann langsamer.

Ein weit höheres Alter können die Schildkröten erreichen. *Rumpff*<sup>1)</sup> erzählt von zwei *Testudo graeca*, von denen eine 23, die andere 33 Jahre alt wurde. Und *Gadow* berichtet von einer anderen, die 54 Jahre in der Gefangenschaft lebte.

Die höchste Zahl der Jahre erreichen aber wohl die Riesenschildkröten. Eine von ihnen, *Testudo sunieri*, hat ein Alter von 150 Jahren erreicht. Sie ist gewissermaßen historisch geworden, denn als Mauritius im Jahre 1810 englische Besitzung wurde, ist diese Schildkröte besonders erwähnt und mit übergeben worden. Auch bei anderen Exemplaren lassen sich ähnliche Zahlen nachweisen. Von diesen Tieren, als den größten Schildkröten, lasse ich gleichfalls einige Maße folgen.

Die Schale einer *Testudo gigantea*, im Besitze Rothschilds, maß  $40\frac{1}{4}$  inches in der Länge und wog 358 lbs.; eine *Testudo dandini* desselben Besitzers war 55 inches lang bei einem Gewicht von 560 lbs. Die 150 Jahre alte *Testudo sunieri* hatte ein Gewicht von 358 lbs. Ihre Schale war 40 inches lang, hatte einen Umfang von 259 cm. Wenn das Tier ging, war sein Plastron 15 cm über dem Boden und die höchste Erhebung der Schale 63,5 cm.

## 11. Bewegung.

Hier ist vielleicht der Platz, einige allgemeine Bemerkungen über die Bewegung der Reptilien einzuschieben. *Sphenodon* hat hierbei noch den ursprünglichen Zustand bewahrt. Oberarm und Oberschenkel liegen wagrecht zum Körper, der Unterarm und Unterschenkel steht schräg horizontal, ersterer nach vorwärts, letzterer nach rückwärts zeigend. In der Ruhe liegt der Leib auf der Unterlage auf, wird aber bei der Bewegung darüber erhoben. Nun schiebt ein Hinterbein nach vorn, dem dadurch ausgeübten Druck weicht der Leib seitlich aus, bis der entgegengesetzte Vorderfuß nach vorn greift und so den Körper wieder streckt, dann findet dasselbe auf der anderen Seite statt, woraus bei anhaltender Bewegung die Schlängelung des Reptilienkörpers resultiert. Die wichtigste Arbeit also, nämlich den Körper vorwärts zu schieben, leisten die Hinterbeine, die Vorderbeine geben

<sup>1)</sup> Zoologischer Garten 1892, S. 266.

nur dem von jenen ausgeübten Druck nach. Deshalb sind auch die Hintergliedmaßen durch den Beckengürtel fester mit der Wirbelsäule verbunden als die vorderen, deshalb erhalten sie sich länger, wo ein Schwinden der Gliedmaßen eintritt, und deshalb sind es stets die Hinterbeine, die den Körper tragen, wenn ein Aufrichten stattfindet. Auch springen die Tiere

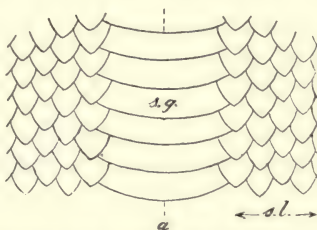


Fig. 149. Schuppen von *Radianea merremii*. (Nach Buffa.)  
a Linea alba; sg Bauchschilder; sl Seitenschilder.

nur mit den Hinterbeinen, wobei der halbmondförmig aufgestemmte Schwanz durch Muskelkontraktionen noch kräftig nachhelfen kann.

Von der geschilderten Art abweichende Bewegungen werden als besondere Anpassungen an den betreffenden Stellen besprochen (Schwimmen S. 318 ff., Fliegen S. 322 ff.). Nur die Schlangen sollen an dieser Stelle noch Erwähnung finden. Bei den meisten Schlangen finden wir am Bauch große,

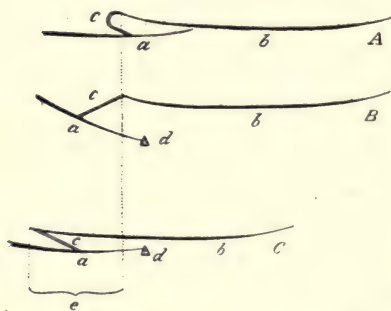


Fig. 150. Schema zur Bewegung der Schlangen.

a vordere; b hintere Schuppe; c Haut dazwischen; d fester Stützpunkt auf dem Boden; e der bei der Bewegung durchmessene Raum; A Ruhe; B Aufrichtung der Schuppe; C Niederlegen der Schuppe.

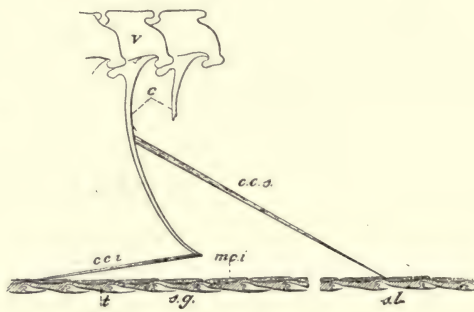


Fig. 151. Halbschematischer Sagittalschnitt durch *Tropidonotus natrix* um die Hautmuskulatur zu zeigen.

v Wirbel; c Rippe; t Haut; cci untere Hautmuskeln; ccs obere Hautmuskeln; mpi Hautmuskeln zwischen den Schuppen; sg Bauchschuppen; sl Seitenschuppen.

Fig. 150 und 151. Schema zur Bewegung der Schlangen. (Nach Buffa.)

die ganze Bauchseite einnehmende, sich dachziegelartig deckende Schilder (s. Fig. 149). An ihrem vorderen, fest in der Haut steckenden Rand greift eine starke Muskulatur an, die die Schuppen miteinander verbindet. Außerdem geht von ihnen ein Ligament zu den Rippen (s. Fig. 150 u. 151). Die Kontraktion der Hautmuskeln richtet die Schuppen auf, so daß ihre



scharfen Ränder in die kleinen Unebenheiten des Bodens eingreifen können. Durch Zug der Rippen werden die Schuppen wieder umgelegt, wodurch der Körper ein wenig vorwärts rückt. Dies macht es verständlich, daß die Schlangen sich im allgemeinen nur relativ langsam vorwärts bewegen können, so daß ihnen ein Mensch ohne Schwierigkeiten folgen kann, während allerdings das lebhafte Schlängeln eine weit raschere Bewegung vortäuscht. Bei den Sprüngen, die viele Schlangen ausführen, müssen allerdings noch andere Muskeln tätig sein.

---

### III. Anpassungen der Reptilien an ihren Wohnort.

---

#### 1. Klima.

Von besonderen klimatischen Anpassungen ist bei den Reptilien nicht viel zu bemerken. Höchstens daß sie ungünstigen Zeiten durch Schlaf entgehen. Es ist ja allgemein bekannt, daß unsere einheimischen Reptilien einen Winterschlaf halten, der bei den einzelnen Arten verschieden lange dauert und verschieden fest ist. In unserem Klima dauert der Schlaf länger als im milderen. So entnehme ich *Simroth*, daß *Lacerta vivipara* bei Archangel neun Monate schlafen soll. Über den Winterschlaf unserer einheimischen Echsen sind wir besonders durch *Leydig* gut unterrichtet. „Wenn die Eidechsen die Winterquartiere beziehen,“ sagt dieser ausgezeichnete Kenner, „so ist ihnen daran gelegen, sich in Gesellschaft, wenigstens zu zwei zusammenzutun. In allen den mir zur Kenntnis gekommenen Fällen, wo man in hiesiger Gegend, gelegentlich von Erdarbeiten, auf Winterschlaf haltende Eidechsen stieß, waren sie immer, wohl der Erwärmung halber, zu mehreren beisammen. Selbst im Zwinger, der im geheizten Zimmer steht, legten sich zwei grüne Eidechsen, als im Dezember die Temperatur draußen auf  $-8^{\circ}$  und  $9^{\circ}$  R. stand, hübsch dicht der Länge nach aneinander, während sie sonst sich aus dem Wege gehen. — Tiere, welche im ungeheizten Raum in Winterschlaf fielen, lagen mit geschlossenen Augen da und ohne Atembewegungen, manche aber mit geöffnetem Mund. Sie waren tot, aber nicht starr; in die Hand genommen, zeigten sie bald einige Regung der Gliedmaßen, öffneten die Augen und die Atembewegungen stellten sich ein.“

Wenn also, wie aus den letzten Sätzen hervorgeht, die Lebenstätigkeit sehr herabgesetzt ist, so ist sie doch nicht ganz aufgehoben. Damit nun die Tiere im Winterschlaf und zumal in den ersten Tagen nach dem Erwachen, wo sie nicht sofort Nahrung zu sich nehmen, nicht verhungern, scheint im Herbst eine besondere Ansammlung von Nährstoffen in Gestalt von zwei Fettmassen (vgl. a. S. 289) längs des Beckens, der Fettkörper, stattzufinden.

Wie in kalten Ländern alle Reptilien einen Winterschlaf halten, so halten



manche von ihnen im heißen Klima einen Trockenzeitschlaf. Und schon Humboldt stellt beide zusammen: „Die Zeit großer Trockenheit entspricht dem Winter des gemäßigten Klimas, und es ist physiologisch sehr merkwürdig, daß in Nordamerika die Alligatoren zur selben Zeit der Kälte wegen im Winterschlaf liegen, während die Krokodile in den Llanos ihren Sommerschlummer halten. Dieselben verlassen die Lachen, in denen sie beim Austritte der Flüsse Wasser gefunden haben, nicht leicht wieder. Je mehr nun diese Gewässer eintrocknen, um so tiefer graben sie sich in den Schlamm ein, der Feuchtigkeit, welche ihnen Haut und Decken schmiegsam erhält, nachgehend. In diesem Zustand der Ruhe kommt die Erstarrung über sie, sie werden dabei von der äußeren Luft wohl nicht gänzlich abgesperrt und so gering auch der Zutritt derselben sein mag, so reicht er doch hin, den Atmungshegang zu unterhalten bei einer Echse, welche ausnehmend große Lungsäcke hat, keine Muskelbewegung vornimmt und bei welcher fast alle Lebensverrichtungen stocken.“ Ähnliches berichtet Hagmann über den Caiman niger des Amazonasstroms: „Beginnen gegen Ende des Sommers diese Sümpfe auszutrocknen, so ziehen sich die Alligatoren nach den tiefsten Stellen zurück, und dort liegen sie wie aufgeschichtet zusammengedrängt, um so noch die spärliche Wassermenge zu genießen. Größere Exemplare graben sich bei fortgeschrittenerem Austrocknen des Sumpfes etwa  $\frac{1}{3}$  m tief in den feuchten Schlamm ein und warten dort das Wiedereintreten der Regenzeit ab. Eine leichte Wölbung im halbtrockenen Schlamm verrät dem geübten Auge die Stelle, wo ein Alligator eingegraben sich aufhält.“

Über den Trockenzeitschlaf afrikanischer Krokodile verdanken wir Stuhlmann und Emin Pascha einige Nachrichten.

Auch andere Reptilien halten diesen Sommerschlaf. So berichtet Hagmann von der Anakonda (*Eunectes murinus*), die sich mit Vorliebe an den Flüssen aufhält: „Zur Zeit des Hochsommers, wenn die Sümpfe austrocknen, findet man sie öfters eingerollt im halbtrockenen Schlamm vollständig eingegraben, so daß nur ein geübtes Auge sie erkennen kann. Oft ist sie nur von einer dünnen Schlammschicht bedeckt und hat dann in dieser Lage frappante Ähnlichkeit mit einem großen verwitterten Juraammoniten.“

Auch unsere einheimischen Reptilien scheinen, zum Teil wenigstens, während der allerheißesten Jahreszeit eine Art Sommerschlaf zu halten.

Da die Reptilien, wie schon die Beschreibung der Lebensgewohnheiten von *Sphenodon* zeigt, ursprünglich wohl an feuchten Orten zu Hause sind, so zeigen sich keine besonderen Anpassungen an feuchtes Klima. Jedoch gibt es einige Gewöhnungen an Süßwassermangel. Die außerordentliche Bedürfnislosigkeit in bezug auf Wasser für steppenbewohnende Reptilien hat Böttger festgestellt. Diese scheinen nach ihm zum Teil selbst das Aufbleken des Nachtaues zu verschmähen.

Besondere Wasserreservoirre scheinen die großen Landschildkröten der Galapagosinseln zu besitzen. So berichtet Darwin, daß diese Tiere, die an der Küste wohnen, tagelange, beschwerliche Reisen zu den hochgelegenen Süßwasserquellen im Inneren der Inseln machen müssen, daß sie aber, einmal bei ihnen angelangt, ihr Wasserbedürfnis für längere Zeit befriedigen. Und es scheinen einzelne Teile des Körpers, besonders die Blase und vielleicht auch das Perikard, als Wasserreservoirre zu dienen. Diese Tiere nähren sich von Pflanzen und es scheint, daß Pflanzenkost das Bedürfnis nach Trinkwasser herabsetzt oder ganz aufhebt. So scheint auch eine die Galapagosinseln bewohnende Echse, *Conolophus suberistatus*, über deren Lebensgewohnheit uns gleichfalls Darwin berichtet, ihr Wasserbedürfnis allein mit Hilfe der Pflanzennahrung, die zum Teil aus sehr saftreichen Kakteen besteht, zu befriedigen.

Die meisten Reptilien sind wohl Tagtiere, ein Teil von ihnen sind aber doch Nacht- oder wenigstens Dämmerungstiere. Besondere Anpassungen an eine nächtliche Lebensweise sind jedoch bis jetzt nur im Bau des Auges gefunden. Es ist die Form der Pupille (rund oder wagrecht-elliptisch bei Tagtieren, senkrecht elliptisch bei Nachttieren; diese „vertikale Spalt-pupille“ findet sich bei Geckoniden, Dipsadiden, Amblycephaliden, Krotaliden, Viperiden) und vor allen Dingen das Überwiegen von Zapfen in der Retina für Tagtiere, das von Stäbchen für Nachttiere charakteristisch bzw. als Anpassung an die betreffende Lebensweise zu deuten. Möglicherweise hängt die Ausbildung eines äußeren Ohres, das geeignet ist, das bekannte feine Gehör der Krokodile zu unterstützen, ebenfalls mit ihrer nächtlichen Lebensweise zusammen.

## 2. Landanpassungen.

Als echte Landtiere weisen dagegen die Reptilien zahlreiche Anpassungen auf an die Unterlage, auf der sie leben. Schon die Bedeckung des Körpers mit harten Schuppen ist eine solche Anpassung an das Landleben höhlenbewohnender Wirbeltiere. Denn das müssen wir gleich hinzufügen, daß wohl die grabende Lebensweise, wie sie uns bei *Sphenodon* entgegentritt, die ursprüngliche ist. Und die meisten Reptilien haben auch die Fähigkeit zu graben beibehalten, sei es, daß sie auch nur Höhlen für die Eier graben, wie die Schildkröten. Bei diesem Leben kommt aber natürlich der Körper in engste Berührung mit der Erde, die oft harte, scharfe Steine enthält. Er ist dadurch leicht Verletzungen ausgesetzt, wenn die Haut nicht eine gewisse Widerstandsfähigkeit besitzt. Eine solche wird erreicht durch Verhornung. Und der Hornpanzer wird ein noch wirksamerer Schutz sein, wenn die Hornschuppen (s. Fig. 147) durch knöcherne Unterlagen noch besondere Festigkeit erlangen (vgl. S. 286 u. 299).



Bei dieser Verhornung der Oberhaut mußten natürlich auch die Hautdrüsen schwinden. Sie fehlen denn auch den Reptilien vollständig bis auf die Moschusdrüsen bei Riesenschlangen, der Schildkrötengattung *Cinosternum* und der Krokodile. Diese Drüsen liegen seitlich am After und außerdem bei Krokodilen am Unterkiefer und am Übergang vom Bauch zum Rückenschild bei Schildkröten. Die Drüsennatur der sogenannten Schenkelporen ist wohl mehr als zweifelhaft.

Beweisend für die Auffassung des Hautpanzers als Landanpassung ist neben dem Auftreten nackter Meeressaurier wie der *Ichthyosauria*, *Plesiosauria* u. a. die Geschichte der Lederschildkröten, wie sie D o l l o klargelegt hat. Nach ihm stammen sie von normal bepanzerten Schildkröten ab, die aber zur pelagischen Lebensweise übergingen und als Anpassung an diese ihren Panzer bis auf die Nackenplatte einbüßten. Die Nachkommen der so veränderten Tiere wurden wieder Küstenbewohner und erwarben als solche wieder einen Panzer, der allerdings erheblich von dem gewöhnlichen Schildkrötenpanzer abweichend aus lauter kleinen mosaikartig angeordneten Knochenstücken besteht und von einer lederartigen Haut bedeckt ist. Unsere jetzige *Dermochelys* ist wieder ein Hochseetier geworden, hat aber den Küstenpanzer noch bewahrt.

Dies Beispiel lehrt uns Verschiedenes. Zunächst ist auch bei der Biologie die Geschichte einer Tierart nicht außer acht zu lassen. Und mancher scheinbare Widerspruch gegen allgemein gültige Regeln findet in der Paläontologie seine Erklärung, wie der Panzer des Hochseetieres *Dermochelys*. Er zeigt uns ferner aber das alte paläontologische Gesetz, daß ein stammesgeschichtlicher Entwicklungsprozeß nicht umkehrbar ist oder wie man sich vielleicht besser und vorsichtiger ausdrückt, daß ein im stammesgeschichtlichen Werden verloren gegangenes Organ nicht wieder erworben werden kann. Als die Vorfahren der Lederschildkröte ihren Panzer verloren hatten und dann als Küstentiere einen solchen wieder brauchten, bekamen sie nicht den früheren Schildkrötenpanzer wieder, sondern mußten einen ganz neuen, anders gestalteten erwerben.

Es ist hier vielleicht der Platz, ein wenig näher auf die Hautbedeckung der Reptilien einzugehen.

Entwicklungsgeschichtlich ist das Primäre eine sich erhebende Kutispapille. Diese treibt die Epidermis empor. Im Epithel findet eine starke Wucherung statt, die ungleichmäßig ist und so durch Verhornung zur Bildung nach hinten umgelegter Schuppen führt. Darunter kann es im Korium zu Verknöcherungen kommen, wie z. B. bei den Krokodilen, wo die Hornschuppen in engen Beziehungen zu den darunter liegenden Knochen tafeln treten. Diese, das Hautskelett, bildeten bei manchen ausgestorbenen Reptilien (*Ornithopoda* [*Stegosaurus*], *Dinosauria* [*Ceratopsidae*], *Teleosaurier*, *Pseudosuchia* [*Aetosaurus ferratus*], die beiden letzteren Krokodile,

wogegen die meerbewohnenden Metriorhynchidae ebenfalls Krokodile, nackt waren), mächtige Panzer.

Zu diesen Hautverknöcherungen sind auch die Bauchrippen (s. Fig. 114, S. 240) zu zählen. Sie sollten als Schutz des Bauches entstanden sein, der bei der Bewegung der Kriechtiere über den Boden schleifend angenommen wurde. Als beweisend dafür hatte man angeführt, daß gewisse Stegocephalen noch einen Bauchpanzer besaßen, während sie den Rückenpanzer schon verloren hatten. Demgegenüber macht aber Werner mit

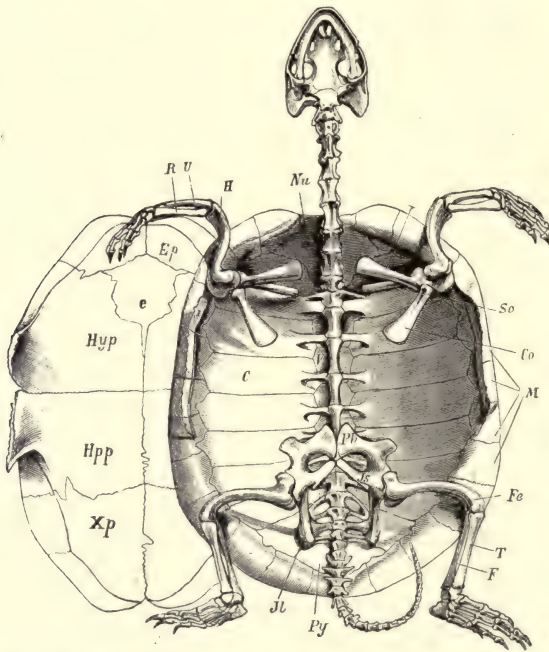


Fig. 152. *Emys orbicularis* Linné. Skelett von unten gesehen, nach Entfernung des Bauchschildes. (Nach Zittel.)

Nu Nuchalplatte; C Kostalplatte; M Marginalplatten; Py Pygalplatte; e Entoplastron; Ep Epiplastron; Hyp Hypoplastron; Xp Xiphiplastron; Co Coracoid; Psc Procoracoid; Sc Scapula; H Humerus; R Radius; U Ulna; Jl Ilium; Pb Pubis; Js Ischium; Fe Femur; T Tibia; F Fibula.

Recht darauf aufmerksam, daß die heutigen Reptilien und Amphibien beim Gehen den Körper über den Boden erheben. Und es ist nicht einzusehen, warum die Stegocephalen, die ihren Bauchpanzer länger behielten als den Rückenpanzer, sich anders bewegt haben sollten. Und gerade die Reptilien, die sich tatsächlich ihr ganzes Leben auf dem Bauch rutschend bewegen, besitzen keinen Bauchpanzer.

Unter den rezenten Reptilien ist der Panzer der Schildkröten (s. Fig. 152 u. 153) am stärksten entwickelt. Dieser besteht aus zwei Teilen, den Hornschildern (das Schildpatt der *Chelonia imbricata*) und der knöchernen Grundlage; letztere setzt sich wieder aus zwei Elementen



zusammen. Die am Rande des Rückenpanzers gelegenen Marginalplatten sind Verknöcherungen der Unterhaut, entsprechen also den Hautverknöcherungen der übrigen Reptilien. Sie fehlen mit Ausnahme der eine besondere Stellung einnehmenden Nackenplatte den Weichschildkröten, die ja noch anstatt mit Hornschilden mit einer lederartigen Haut bedeckt sind. Die übrigen Teile des knöchernen Rückenpanzers gehen aus dem Skelett hervor, die in der Mitte gelegene unpaare Reihe der Nuchalplatten entsteht aus einer Verbreiterung der Dornfortsätze, die paarig zu beiden Seiten davorliegenden Kostalplatten aus einer Verbreiterung der Rippen.

Der Bauchpanzer ist nicht immer vollständig geschlossen. Die in der Jugend stets vorhandene mediane Öffnung bleibt bei manchen Seeschild-

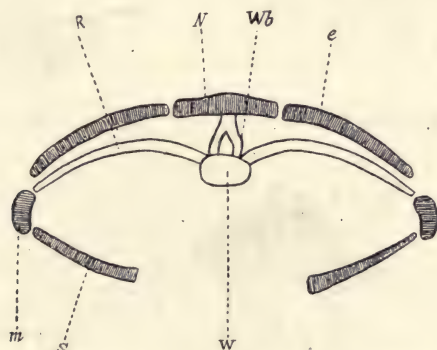


Fig. 153. Schematischer Querschnitt durch das Skelett der Cheloniden. (Nach Stehli.)  
W Wirbelkörper; N Neuralplatte; C Kostalplatte; R Rippe; M Randplatte; S Seitenplatte des Bauchschildes.

kröten (Chelonidae, Trionychidae) auch im Alter. Von den Platten entstammen die drei vordersten dem Schultergürtel, die übrigen aber den Bauchrippen.

Die verschiedene Art der Entstehung der beiden Teile macht es auch verständlich, daß sich die Hornschilder und die Knochenschilder des Panzers nicht decken.

Rücken- und Bauchpanzer; meist, nicht immer, fest miteinander verbunden, bilden eine Kapsel, die einen vollständigen Schutz gewährt. Durch Scharnierbildung im Plastron, welche eine Annäherung des Vorder- und Hinterlappens an die Rückenschale gestattet, kann in besonders vollkommen entwickelten Fällen wie bei *Terrapene* und *Cyclemys* die Kapsel fast vollständig geschlossen werden. Und in ihrem Innern können Kopf, Extremitäten und Schwanz Platz finden, so daß von außen keine Weichteile mehr sichtbar sind. Meist allerdings ist die Ausbildung nicht so vollkommen, wie bei unseren Sumpfschildkröten, wo nicht alle die Teile gleichzeitig in der Schale Platz finden.

Bei *Cinixys* findet sich anstatt im Bauchpanzer eine Gelenkbildung des Rückenpanzers, die jedoch erst im Alter vollkommen ist. Es ist der Hinterlappen, der hier durch Muskelzug abwärts bewegt werden kann und so Schwanz und Hinterbeine deckt, während der Kopf in die Schale zurückgezogen und durch die Unterarme geschützt wird, die auf der Außenseite große Schuppen tragen.

Im Zusammenhang mit der Ausbildung des Panzers steht bei den Schildkröten das Fehlen des ventralen Teils der Rippen und in Verbindung damit der Mangel eines Brustbeines. Der sekundär in die Schale, d. h. unterhalb der Wirbelsäule verlagerte Schultergürtel heftet sich durch ein Band,

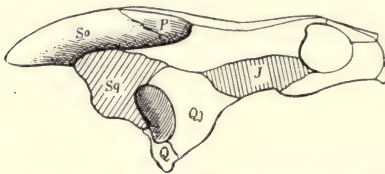


Fig. 154. Chelydra. (Nach Gadow.)

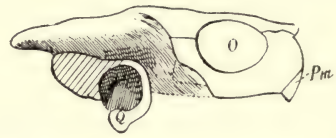


Fig. 155. Cistudo. (Nach Gadow.)

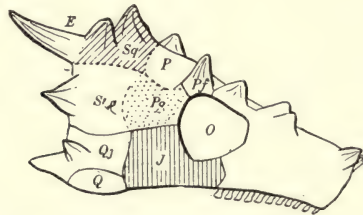


Fig. 156. Elgina. (Nach Gadow.)

welches das Schulterblatt mit dem Rückenschild in der Gegend des ersten Rückenwirbels verbindet, an den Rückenpanzer.

Dieser den ganzen Leib umschließende Panzer war die Ursache der eigentümlichen Verdrehung des Gliedmaßenskelettes der Landschildkröten. Die Beweglichkeit des Humerus wurde durch Bauch- und Brustpanzer stark eingeschränkt. Der Unterarm stellte sich zu ihm fast senkrecht und das Ellbogengelenk wurde das Hauptgelenk der vorderen Extremität. Dabei mußte, da der Oberarm annähernd horizontal lag, eine Drehung eintreten, derart, daß die Oberfläche der Hand nach innen, die Unterfläche nach außen gekehrt wurde und die Finger in einer der Längsrichtung des Tieres parallelen Ebene zu liegen kamen. Es wird also die Hand nur mit den Krallenspitzen aufgesetzt, wobei der fünfte Finger nach vorn zu liegen kommt.

Mit der Ausbildung des Hautpanzers hängt natürlich aufs engste zusammen die mächtige Entwicklung des äußeren Koppanzers, wie wir ihn als ursprüngliches Besitztum der ältesten Reptilien und der Stegocephalen



schilderten. Der Hautkopfpanzer stellt also gleichfalls eine Anpassung an das Landleben dar.

Da wirkt nun bei dieser Auffassung ein Blick auf die heutigen Reptilien höchst verwirrend, denn wir finden gerade bei Wasserbewohnern das ursprüngliche knöcherne Schädeldach am vollständigsten bewahrt. So haben gerade die Seeschildkröten noch eine vollständig überdachte Schläfe (s. Fig. 154), und die mit ihnen verwandten Lederschildkröten haben gerade allein den Kopfpanzer bewahrt. Dagegen ist er bei den Landschildkröten stark reduziert. Am weitesten sind hierin *Cistudo* (s. Fig. 155) und *Geomyda* mit halbaquatischer Lebensweise gegangen, bei denen der sonst noch bei allen Schildkröten bewahrte untere Jochbogen infolge des Fehlens des Quadratojugale ebenfalls verschwunden ist.

Unter den übrigen Reptilien besitzen außer *Sphenodon* gerade die zum größten Teil aquatischen Krokodile in ihrem doppelten Jochbogen noch die meisten Reste der ehemaligen Schläfenbedeckung.

Die Paläontologie scheint zunächst insofern auch keine Klarheit zu bringen, als wir ja auch hier Reste des Schläfenpanzers in mehr oder weniger starker Ausbildung bei vielen Wasserbewohnern haben, z. B. Ichthyosaurier. Aber wir finden hier auch knochenbegrenzte Schläfengruben bei vielen echten Landbewohnern, wie den Dinosauria und sogar bei den fliegenden Pterosauria. Und unter den Theromorphen haben die Pareiosauria (s. Fig. 156) wohl ebenfalls höchstwahrscheinlich Landtiere, sogar noch den ursprünglichen Panzer vollständig bewahrt, noch ohne Spuren von Schläfenlücken. Würde also das Vorkommen von Resten des Schläfenpanzers bei den verschiedensten Ordnungen der Reptilien allein dafür sprechen, daß wir an den Anfang einen vollständig bepanzerten Schädel zu stellen haben, so liefert die Paläontologie den Beweis dafür. Nämlich die Mehrzahl der jetzt bekannten der Kohlenzeit (und Perm) angehörenden Microsauria (*Hylonomus*), haben einen vollständigen Kopfpanzer. Einen solchen haben auch noch die permischen Proreptilia (*Eryops*, *Cricotus*), während die gleichaltrigen Protorosauria (*Palaeohatteria*, *Protorosaurus*), wie ihre nächsten lebenden Verwandten, *Sphenodon*, schon die beiden Schläfendurchbrüche besitzen. Es folgt daraus ohne weiteres, daß die ursprünglichen Reptilien einen vollständigen Kopfpanzer, wie er S. 246 u. 247 beschrieben ist, besaßen.

Wenn aber nun der stegale Schädel als Anpassung an ein Landleben zu deuten ist, wie erklärt sich dann sein heutiges Vorkommen gerade bei Wassertieren und sein Schwinden gerade bei Landtieren? Letzteres werden wir wohl, so sonderbar es auch klingen mag, wieder als eine Anpassung an das Landleben erklären müssen. Einmal mag ein so mächtiger Kopfpanzer eine zu große Last dargestellt haben. Dann aber stellt das Landleben sehr große Anforderungen an die Kraft des Gebisses. Es wurde eine Vergrößerung der Kaumuskulatur nötig, welche zu Durchbrüchen

und schließlichem Schwinden des Kopfpanzers bei Vögeln und Säugern führte.

Beim Wasserleben dagegen spielt das Gewicht des Schädels keine solche Rolle, da ja das Wasser tragen hilft, und die Nahrung erfordert keine besondere Entwicklung der Kaumuskulatur (bei Wassersäuern werden wir sie sogar reduziert finden), so daß hier wie so oft die einfacheren Verhältnisse im Wasser konservierend wirkten. Sehr oft wirken sie sogar reduzierend, während die mannigfaltigen Anforderungen des Landlebens stets eine weitere Entwicklung verursachen.

Verfolgen wir nun die allmähliche Rückbildung des Kopfpanzers.

In der Schläfengegend können ein oder zwei solcher Schläfenlücken auftreten, und danach hat ja bekanntlich auch Osborn die Reptilien eingeteilt, in Synapsiden (mit einer Schläfenlücke) und Diapsiden (mit zwei Schläfenlücken). Einen typischen Diapsiden haben wir in Sphenodon vor uns (s. Fig. 157). Durch Schwinden des unteren knöchernen Begrenzungs-

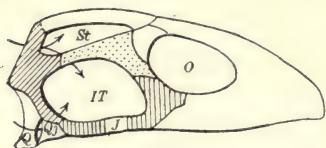


Fig. 157. Sphenodon.  
(Nach Gadow.)

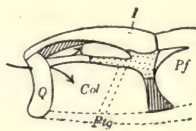


Fig. 158. Varanus.  
(Nach Gadow.)

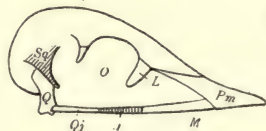


Fig. 159. Aves verallgemeinert.  
(Nach Gadow.)

Fig. 157—159 sollen die Schläfendurchbrüche und deren Weiterentwicklung zeigen.

bogens kommen wir zu Formen, denen der untere Jochbogen fehlt (namentlich Schlangen und Eidechsen s. Fig. 158). Umgekehrt schwindet bei Säugetieren und Vögeln (s. Fig. 159) der Bogen zwischen beiden Schläfenlücken und der untere Jochbogen bleibt allein erhalten.

Die Abhängigkeit der Schläfenlücken von der Muskulatur läßt sich bei den Krokodilen direkt nachweisen. Die Krokodile haben zwei Schläfendurchbrüche. Bei den älteren Eusuchia nun, wie Gavialis (s. Fig. 160) und Tomistoma, ist hauptsächlich der Temporo-Mandibular-Muskel entwickelt. Er entspringt von den Knochen, die die obere Schläfenlücke einschließen, geht unter dem Jochbogen durch und inseriert in der Supraangulargegend des Unterkiefers. Er dient bei diesen langschnauzigen, von Fischen lebenden Tieren, die ihre Nahrung nicht kauen, zum kraftvollen Schließen des Maules. Bei ihnen sind die oberen Schläfenlücken stärker entwickelt. Bei den moderneren Formen, wie den Alligatoren (s. Fig. 161), die ihre Nahrung kauen, tritt der eben erwähnte Muskel zurück, dafür ist der Pterygo-Mandibular-Muskel stark entwickelt, der vom Pterygoid zur äußeren Seite des Os angulare zieht, um mit seiner Hauptmasse den Raum zwischen Pterygoid und Quadratum auszufüllen. Dementsprechend sind auch die oberen Schläfen-



lücken teilweise nur sehr gering entwickelt, besonders im Verhältnis zu den unteren, die stets gut ausgebildet sind.

Schwerer ist die Entscheidung darüber, ob auch in der Anlage des „harten Gaumens“ eine Landanpassung zu sehen ist. Bei seiner Ausbildung handelt es sich um eine horizontale plattenartige Verbreitung gewöhnlich des Oberkiefers und des Gaumenbeines, die mit denen der anderen Seiten zusammenstoßen. Doch können an seiner Bildung auch der Vomer und die Pterygoidea teilnehmen. Es wird dadurch der obere Teil der Mundhöhle von dem unteren getrennt. Gleichzeitig ist die so gebildete Platte

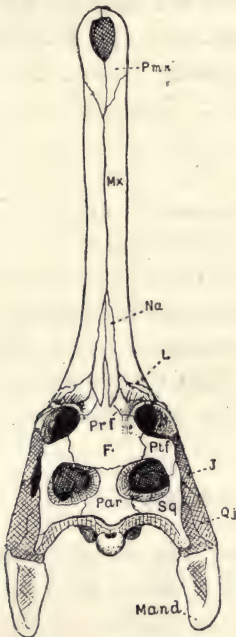


Fig. 160. Schädel von *Gavialis gangeticus*.  
(Nach Gadow.)

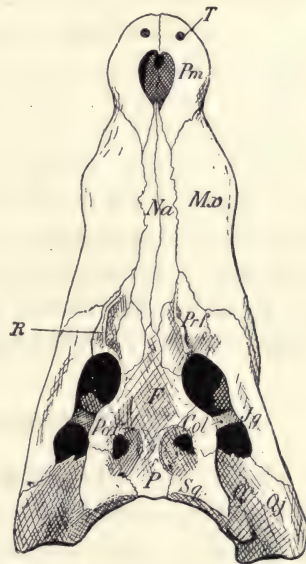


Fig. 161. Schädel von *Crocodilus porosus*.  
(Nach Gadow.)

auch geeignet, die Unterseite des Kopfes vor Verletzungen zu schützen, wie solche wohl gerade beim Kauen harter und fester Nahrung möglich sind. So mag der harte Gaumen als Anpassung an das Landleben entstanden sein. Und in der Tat konnte L ö n n b e r g bei der westafrikanischen Form des Nilvarans, die sich von hartschaligen Landschnecken ernährt, eine stärkere Verbreitung von Gaumen- und Flügelbein feststellen, als sie beim gewöhnlichen gefunden wird.

Andererseits scheint aber die Verlängerung des Gaumens nach rückwärts eine Anpassung an das Wasserleben zu sein. Dafür spricht nämlich seine Verteilung bei den heute lebenden Reptilien. Bei den Schildkröten, also typischen Landbewohnern, nehmen nur die Oberkiefer an seiner Ausbildung teil, während er sich bei den Krokodilen bis zu den Pterygoidea aus-

dehnt. Eine gleich weite Entfaltung zeigen auch die wasserbewohnenden Säugetiere.

Die größere Anforderung, die das Landleben an den Mund stellt, zeigt sich auch in der Ausbildung von Munddrüsen. Die Trockenheit der Luft macht ein Einspeicheln der Nahrung nötig, damit sie leichter hinunterrutscht. Dementsprechend fehlen den Wassertieren, wie den Fischen, Munddrüsen gänzlich, aber auch bei den wasserbewohnenden Reptilien, Schildkröten und Krokodilen sind sie gering entwickelt, erreichen dagegen ihre höchste Ausbildung bei Chamäleonten und Schlangen. M

Als eine Anpassung an das Landleben können wir auch die Gewohnheit ansehen, Höhlen zu graben. Möglicherweise liegt auch eine Kälteanpassung vor, wie das Simroth in seiner Pendulationstheorie betont. Dann hätten wir es mit einer klimatischen Anpassung zu tun. Doch läßt sich das zurzeit nicht wohl beweisen, da auch die tropischen Reptilien die Gewohnheit haben, Höhlen zu graben. Als Landanpassung können wir das Graben von Höhlen aber insofern ansehen, als diese Eigenschaft ursprünglich wohl allen Reptilien zukam. Wenigstens findet sie sich bei allen Zweigen dieses Stammes. Selbst unter den Schildkröten baut *Testudo polyphemus* 2 bis 2½ m lange unterirdische Gänge, die in eine Wohnkammer münden. Tannenzweige, die man in der letzteren gefunden hat, machen es sogar wahrscheinlich, daß sie sich darin Vorräte ansammeln. Und *Chelys fimbriata* gräbt sich wenigstens noch in Schlamm ein und streckt nur ihren Rüssel heraus.

### 3. Unterirdische Lebensweise.

Wo, wie bei der Mehrzahl der Schildkröten, die Gewohnheit, Wohnhöhlen zu graben, verschwunden ist, werden wenigstens die Eier noch in die Erde gegraben. Allerdings werden hierbei die Höhlen mit den Hinterfüßen und oft mit Hilfe des Schwanzes gegraben, während die eben erwähnte Gopherschildkröte ihre Höhle mit den Vorderfüßen ausgrabt.

Die Gewohnheit, Höhlen zu graben, führte dann schließlich auch zu einer mehr oder weniger vollständig unterirdischen Lebensweise. Eine solche entzieht natürlich die Tiere, die sie besitzen, den Unbilden, denen sie über der Erde ausgesetzt sind, mögen sie nun klimatischer Art sein oder in der Verfolgung durch andere Tiere bestehen. Insofern kann man im Graben von Höhlen und noch mehr in der unterirdischen Lebensweise auch eine Schutzeinrichtung sehen. Selten nur finden wir bei den Reptilien die Gliedmaßen besonders an die grabende Lebensweise angepaßt, wie etwa beim Apothekerskink (*Scincus officinalis*), dessen Hand mit den breiten, stark abgeplatteten Zehen (s. Fig. 162) eine richtige Grabschaufel bildet, vermöge deren sie bei Beunruhigung blitzschnell im Sande zu verschwinden und in ihn zu tauchen verstehen. Eine ähnliche Anpassung zeigt auch die in der-



selben Gegend, den Sandsteppen Transkasiens, lebende *Scaptira*. Die übrigen Reptilien erwarben höchstens besonders kräftige Klauen zum Graben. Gewöhnlich ist es der Kopf, der zum Graben dient. Schon bei *Scincus* (s. Fig. 162) sehen wir die Anfänge zu dieser Bildung. Die Schnauze erlangt eine Keilform, die durch schwache Konkavität des Gesichtsprofils als Grabschaufel noch geeigneter wird. Dabei wird die Schnauze vom

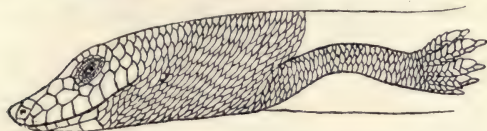


Fig. 162. *Scincus officinalis* mit Grabschnauze und Grabfüßen. (Nach Werner.)



Fig. 163. Kopf von *Lytorhynchus*, „n“ Nasenlöcher. (Nach Boulenger.)

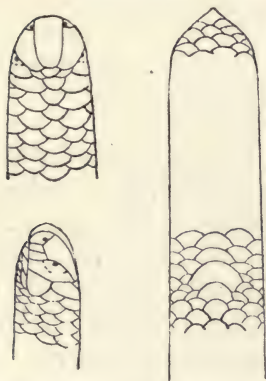


Fig. 164. *Glauconia disserta*. (Nach Cope.)

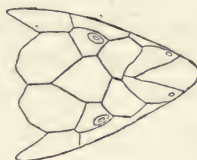


Fig. 165. Schwanzschild und Kopf von *Uropeltis*. (Nach Boulenger.)

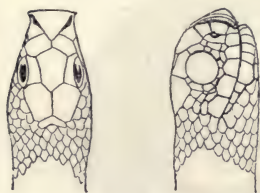


Fig. 166. *Phyllorhynchus browni*. (Nach Cope.)

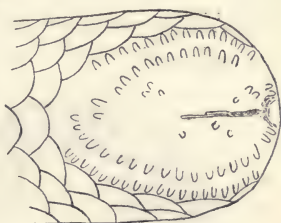


Fig. 163-166. Köpfe und Schwänze grabender Schlangen.

Ende des Kopfes weg nach unten verlagert, so daß er vor hereinflallendem Sande geschützt ist.

Bei ihnen ist es schon vorgebildet, was wir bei anderen im Sande grabenden Reptilien in höchster Ausbildung finden, daß nämlich der Kopf als Graborgan dient. Zu diesem Zweck pflegt er ein stark vergrößertes scharfes Rostralschild am vordersten Ende zu bekommen. Am stärksten ausgebildet ist es wohl bei den Wurmshlangen (*Typhlops*, s. Fig. 164), aber auch den anderen grabenden Schlangen, wie der *Boide Eryx*, zu der der einzige europäische Vertreter der Boiden, *Eryx jaculus*, gehört, und

den Uropeltidae (s. Fig. 165), Lytorhynchus (s. Fig. 163), Lichanura u. a. fehlen vergrößerte Rostralschilder nicht. Besonders schön sind sie ausgebildet bei den amerikanischen Arten der Gattung Lytorhynchus (s. Fig. 163). Um nun beim Einbohren des Kopfes rückwärts einen Widerstand zu haben, ist der Schwanz ein kurzer Stemmschwanz geworden, der zur besseren Stütze noch mit einem Stachel (manche Typhlopiden, s. Fig. 164) oder vergrößertem Schilde (s. Fig. 165) am Ende (Uropeltidae)

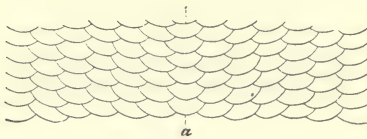


Fig. 167. Schuppen von *Typhlops punctatus*. (Nach Buffa.)  
a linea alba.

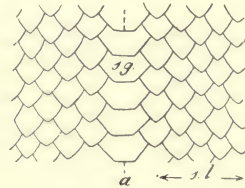


Fig. 168. *Ilyssia scytale*. (Nach Buffa.)  
a linea alba; sg Bauchschilder;  
st Seitenschuppen.

versehen ist. Die Mundspalte wird dabei, um sie gegen eindringenden Sand zu schützen, von der Kopfspitze ventral nach rückwärts verlagert. Hand in Hand geht damit eine Verengerung ihrer Weite. Bei den unterirdisch lebenden Schlangen, die ja meistens von Würmern, also relativ kleiner Nahrung, leben, fehlt die große Beweglichkeit der Kiefer, die diese Tiere sonst auszeichnet. So fehlt ihnen zum Teil auch die freie Beweglichkeit und die Verlängerung des Squamocums (Ilysiidae). Im

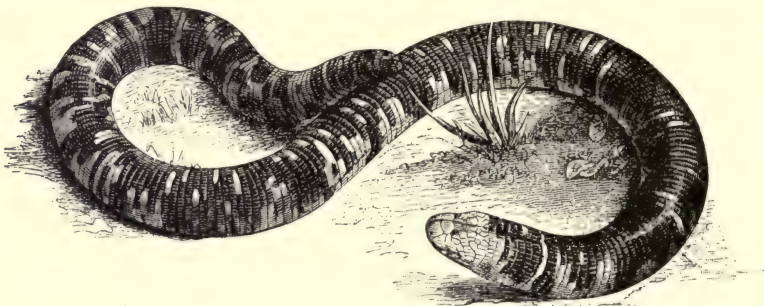


Fig. 169. *Amphisbaena fuliginosa*. (Nach Brehm.)

Einklang damit steht dann auch wieder die Reduktion des Gebisses, die wir bei den unterirdisch lebenden Reptilien beobachten können.

Bei dieser unterirdischen Bewegung ist es natürlich von Wert, einen möglichst gleichmäßigen, walzenförmigen Körper zu besitzen. So ist denn bei diesen Tieren die Beschuppung des Körpers eine gleichmäßige geworden (s. Fig. 167), ebenso wie bei den ja gleichfalls ringsherum vom selben Medium umgebenen Wasserschlangen. An Stelle der großen Bauchschuppen der übrigen Schlangen ist bei den unterirdisch lebenden der Bauch ebenso wie



der Rücken mit kleinen Schilden bedeckt. Natürlich gibt es auch hierzu Übergänge (wie Fig. 168 zeigt), wo die Bauchschilder sehr klein sind.

Hinderlich sind bei unterirdischen Wühlern alle seitlich fortstehenden Teile; so ist bei den unterirdisch lebenden Reptilien der Kopf wenig vom übrigen Körper abgesetzt. Hand in Hand damit geht bei den Echsen eine Reduktion der Extremitäten, die in verschiedenen Gruppen unabhängig voneinander statthatte, wie z. B. bei *Chamaesaura*, *Lygosoma*. Man kann hier von vollständig ausgebildeten fünfzehigen Extremitäten bis zu deren Fehlen alle Übergänge finden. So hat z. B. *Lygosoma*

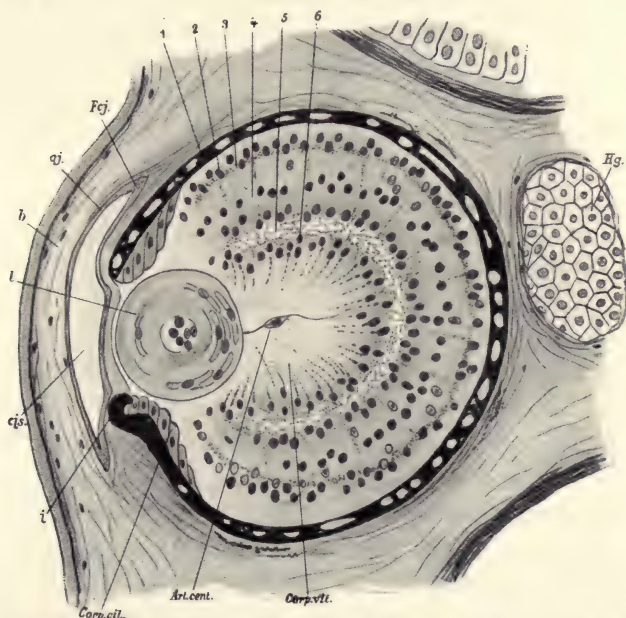


Fig. 170. Querschnitt durch das Auge einer jungen *Rhinophis planiceps*. (Nach Baumeister.)  
*b* Brille (gebildet aus dem Integument des Augenschildes); *Corp. cil.* Corpus ciliare; *cj* Conjunctiva;  
*cjs* Konjunktivalsack; *Fgj* Fornix conjunctivae mit den Tränendrüsen; *Hq* Hardersche Drüse;  
*i* Iris; *l* Linse; *nopt* Nervus opticus; *1* Pigmentschicht; *2* äußere Körnerschicht + Zapfenschicht;  
*3* äußere reticulirte Schicht; *4* innere Körnerschicht; *5* innere reticulirte Schicht;  
*6* Ganglienzellenschicht.

chalcides an allen Füßen fünf Zehen, *Lygosoma reticulatum* drei, *Lygosoma sumatrense* zwei, *Lygosoma truncatus* einen und *Lygosoma ophiocincus* ist vollständig fußlos. Am weitesten sind die Amphisbäniden (s. Fig. 169) gegangen, wurmförmliche Echsen, die mit Vorliebe in Ameisenhausen leben und in einer Art (*Blanus cinereus*) auch in Europa (Pyrenäenhalbinsel) vorkommen. Sie sind wohl von den Iguaniden abzuleiten, falls es überhaupt eine einheitliche Gruppe ist.

Bei dem Verlust der Extremitäten pflegen die Vorderfüße voranzugehen. Und wo sich bei den Schlangen Reste von Extremitäten erhalten haben, sind es solche der hinteren. Sie finden sich bei den Typhlopiden, Ilysiiden,

Boiden und Glauconiden. Bei letzteren sind sie am besten von allen Schlangen entwickelt. Merkwürdigerweise hat die einzige Amphisbänide, die Extremitäten besitzt, Chirotes, die vorderen bewahrt.

Bei dieser unterirdischen Lebensweise ist natürlich ein besonderer Schutz für die Sinnesorgane nötig, soweit diese nicht überhaupt rudimentär geworden sind. So kann nach Böttger bei *Lytorhynchus* (s. Fig. 163), einer grabenden Schlange Transkasiens, die Nase durch einen besonderen Klappenverschluß geschützt werden. Dies findet sich in schwächerem Grade auch bei *Eryx*, ferner bei *Zamenis*, Brillenschlangen und Ottern. Auch bei den letzteren, die keine Grabschlangen sind, mag dennoch eine besondere Schutzeinrichtung gegen eindringende Fremdkörper nötig sein. Auch bei den Echsen findet sich eine derartige Schutzeinrichtung. So schließt *Phrynosoma coronatum*, das sich nachts zum Schutze in den Sand einwühlt, die Nase durch Klappen vollständig und läßt sie so bis zum Erwachen.

Das Ohr ist oft verkleinert, unter Schuppen versteckt wie bei *Scincus* (s. Fig. 162) und den Amphisbäniden, oder durch fransenartig vorstehende Schuppen geschützt (*Agama*, *Eumeces*), oder es ist schließlich wie bei *Phrynocephalus* und den Schlangen das äußere Ohr überhaupt geschwunden.

Die Augen der grabenden Schlangen sind meist klein, und bei den Typhlopiden sind sie, wie bei den Amphisbäniden, ganz unter den Schildern des Kopfes verborgen. Das Fehlen der Extremitäten nähert ja bei allen Schlangen die Augen besonders dem Boden. Dadurch sind sie natürlich sehr der Gefahr ausgesetzt, unter Verunreinigung zu leiden. Um so hervorgerufenen unliebsamen Störungen vorzubeugen, haben die Schlangen eine besondere Schutzeinrichtung (s. Fig. 170) erworben. Das untere Augenlid legt sich ganz über das Auge, verwächst mit dem oberen und ist vollständig durchsichtig geworden, so daß die Tiere bei geschlossenem, also gut geschütztem Auge sehen können. Eine ähnliche Einrichtung finden wir bei einigen Echsen, wie der Scincide *Ablepharus*, der Lacertide *Ophiops* und den australischen *Ophiopsis*idae, den schlangenähnlichsten Eidechsen. Den Übergang dazu bilden gewissermaßen Formen, bei denen das untere Augenlid zwar noch beweglich, aber sehr vergrößert und mit einem durchscheinenden Fenster versehen ist. Dies ist der Fall bei den Lacertiden *Eremias* und *Cabrita* (mit sehr großem Fenster), bei den Scinciden *Mabuia*, *Lygosoma*, *Chalcides*, welch letztere durch langgestreckten Körper und Reduktion der Gliedmaßen sich schon sehr den Schlangen nähern. Bei *Teratoscincus* ist das untere Augenlid nur stark vergrößert. Interessant ist, daß die Geckos ihre vollständig verwachsenen und glashellen Augenlider von außen durch Belecken mit der Zunge reinigen können.

Bei den Gattungen *Agama* und *Phrynocephalus* sind die Lidränder zu



Platten verbreitert und noch durch wimperartige Schuppen verstärkt, die das Auge in ganz vortrefflicher Weise gegen das Eindringen von Staub schützen.



Fig. 171. *Phrynosoma coronatum* (Iguanide).

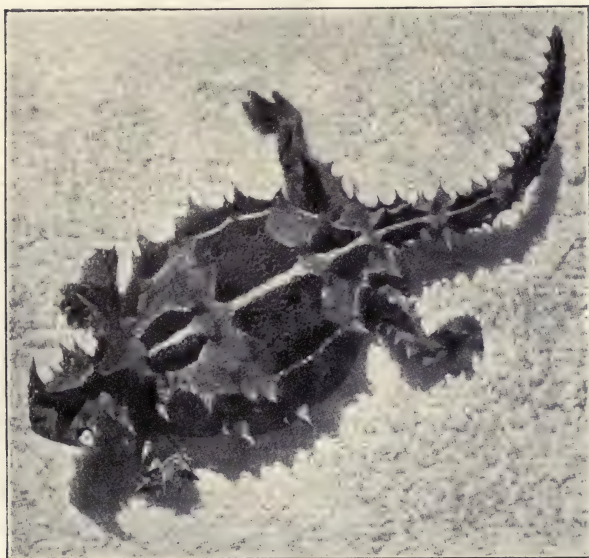


Fig. 172. *Moloch horridus* (Agamide).

#### 4. Anpassung an Wüsten und Steppen.

Mit diesen letzten sind wir aber nun schon bei überirdisch lebenden Wühlerformen angelangt. Und haben wir bis jetzt die Anpassungen an die unterirdische Lebensweise, welche wohl selbst ihrerseits wieder eine Anpassung an die extremen Verhältnisse der Wüste darstellt, kennen gelernt, so haben wir uns jetzt mit den auf dem Sand lebenden Reptilien

zu beschäftigen. Diese Lebensweise macht wieder ganz andere Einrichtungen nötig. Kam es beim Graben darauf an, einen möglichst gleichmäßigen Körper zu besitzen, um bei der Fortbewegung möglichst wenig Widerstand zu haben, so kommt es nun beim Leben auf dem Sande darauf an, das Einsinken zu verhindern, und dies wird gerade durch eine möglichste Verbreiterung des Körpers erreicht.

Diese ist wohl bei *Phrynosoma* (s. Fig. 171) am auffallendsten ausgebildet, dessen Körper einfach eine runde Scheibe bildet. Auch *Phrynocephalus* (s. Fig. 172) ist in dieser Weise umgebildet. So zeigen beide eine noch öfter zu beobachtende Gleichheit der Körperform bei Agamiden und Iguaniden unter gleichen Lebensbedingungen (vgl. Fig. 232 und 233).

Es ist aber klar, daß eine solche Verbreiterung des Körpers dem Graben von Höhlen, die ja auch nicht unterirdisch lebende Reptilien anlegen,

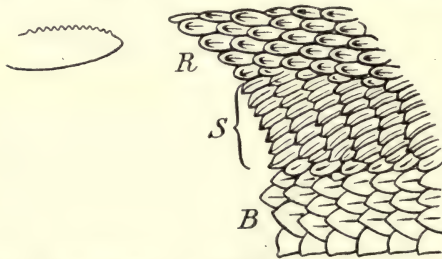


Fig. 173. Schuppen von *Cerastes cornutus*. (Nach Werner.)

*R* des Rückens; *S* der Seiten; *B* des Bauchrandes; links Seitenschuppe stärker vergrößert.

hinderlich ist. Bei ihnen findet sich zum Eingraben in den Sand eine besondere Einrichtung. *Phrynocephalus* hat an der Seite des Körpers eine mit fransenartig vorstehenden Schuppen besetzte Hautfalte. Mit ihrer Hilfe können sich die Tiere, wenn sie sich flach auf den Boden legen, den Sand auf den Rücken schaufeln. Eine ähnliche Einrichtung besitzen auch manche Wüstenschlangen, wie die Hornvipere, *Cerastes cornutus* (s. Fig. 173), *Cerastes vipera*, ferner *Echis carinatus*, *Echis coloratus* und *Dasypeltis scabra*. Bei ihnen besitzen die seitlichen Schuppen Leisten mit sägeartigen Vorsprüngen, „Rasselschuppen“. Durch eigenartige Bewegung der sehr komplizierten Hautmuskulatur können diese in Bewegung versetzt werden und die Schlange fast plötzlich in den Boden einsinken lassen.

Die wenigsten Reptilien sind aber mit solchen Einrichtungen versehen und daher haben sie auch nicht die bei *Phrynosoma* beschriebene außerordentliche Breite erreicht. Dafür ist aber bei ihnen meist nicht nur der Körper, sondern auch der Schwanz verbreitert und vergrößert so die tragende Fläche.

Einen solchen kurzen, abgeplatteten Schwanz besitzen von Wüstensformen z. B. der höhlengrabende *Uromastix* aus der Gruppe der Agamiden,



die Scincide *Trachysaurus*, *Scincus* selber, *Egernia* (s. Fig. 174), die Lacertiden *Eremias* und *Holaspis*, die Helodermatiden u. a.

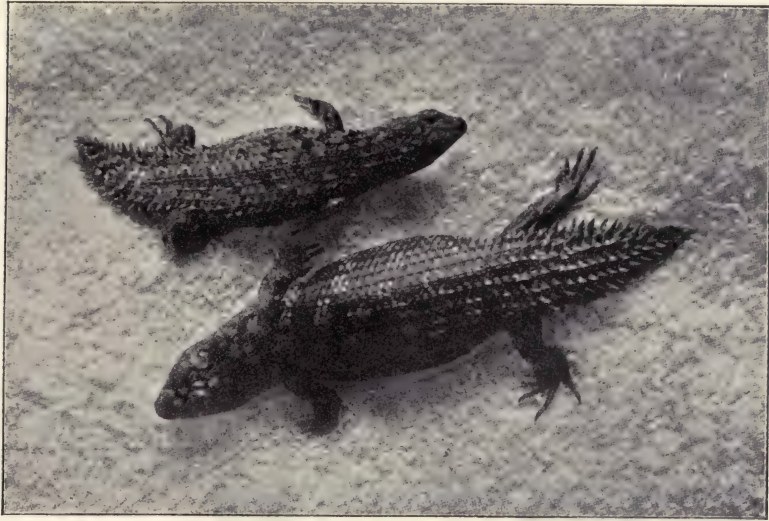


Fig. 174. *Egernia depressa*.

Auf andere Weise wird eine Vergrößerung der Oberfläche durch Streckung des Leibes erreicht. Hierdurch liegt der Bauch selbst auf dem Boden auf,



Fig. 175. *Ptyodactylus lobatus*. (Nach Krefft.)

die Gliedmaßen werden rudimentär und schwinden schließlich ganz, wie wir das schon bei *Chalcides* u. a. sahen.

Bleiben aber die Gliedmaßen erhalten, so erwerben sie besondere Verbreiterungen, um größere Tragfähigkeit zu besitzen. Diesem Zweck dienen die großen Wadenschilder von *Eremias intermedia* und *velox*. Bei anderen haben die Zehen an beiden Seiten zu diesem Zweck lange Fransen erhalten, wie bei *Phrynocephalus*, *Scaptira* (Lacertide), *Acanthodactylus* (Lacertide) und *Crossobamus*. Merkwürdigerweise haben sich sogar einige Geckonen diesem Wüstenleben angepaßt. Es sind dies *Teratoscincus*, *Crossobamus*,



Fig. 176. *Palmatogeko rangei* Anders. (Nach Werner aus Abel.)  
a natürliche Größe. — Daneben Hände (c) und Füße (b) vergrößert.

*Ptenopus*, *Chondrodactylus*, *Roptropus* und *Stenodactylus*. Bei ihnen tragen die Finger lange Krallen und sie entbehren bei *Teratoscincus* sogar vollständig der sonst bei allen Geckonen vorkommenden Haftlamellen auf der Unterseite. Bei *Ptyodactylus* (s. Fig. 175) dagegen sind die Lamellen an der Zehenspitze verbreitert, so daß das Tier, das nach Art der Geckonen mit erhobenem Körper läuft, gewissermaßen nach dem Prinzip der Schneereifen über dem Sande getragen wird.

Bei *Palmatogeko* (s. Fig. 176) wird eine solche Tragfähigkeit dadurch erzielt, daß die Zehen durch Häute, „Sandschwimmhäute“, verbunden sind.



Und es ist unverständlich, daß A b e l hierin Graborgane sehen will, macht doch das Tier mit dem dicken Kopf, den großen Augen und den langen Extremitäten durchaus nicht den Eindruck eines unterirdischen Wühlers.

Schließlich sei zum Schluß der Wüstenanpassung noch erwähnt, daß die Grundfarbe der Tiere meist sandfarben ist und daß ein lebhaftes Grün überhaupt fehlt. Sonst kommen aber recht lebhaft Töne als Zeichnung auf dieser grauen Grundfarbe vor. Ich erinnere nur an die ziegelroten Flecke von *Agama sanguinolenta*, die diesem Tier seinen Namen gaben, an die karminroten, himmelblau umrahmten an den Halsseiten bzw. Schultern von *Phrynocephalus helioscopus* bzw. *raddei*, während *Phrynocephalus interscapularis* einen solchen leuchtenden Fleck auf dem Rücken hat, und *Eremias velox* schwarzblau-weiße Augenflecke an der Seite.

Viele Steppenbewohner gebären lebendige Junge (z. B. *Phrynosoma*, *Scincus*). Doch ist hierin wohl weniger eine Anpassung an die Wüste zu sehen, als vielmehr eine solche an extreme Verhältnisse überhaupt, da wir dasselbe auch gerade bei wasserbewohnenden Reptilien finden. Es ist auch hierbei wieder interessant, festzustellen, wie bei der Beschuppung, daß zwei Extreme wie Wüste und Wasser dieselben Erscheinungen im tierischen Körper hervorrufen können.

## 5. Klettern.

Gerade gegenteilig wie die eben besprochene Anpassung an die Wüste, an das Leben auf ebener Erde, wirkt die Angewöhnung an eine kletternde Lebensweise. Während jene den Körper in vertikaler Richtung abflacht und ihn so verbreitert, schafft diese einen horizontal zusammengepreßten, also stark erhöhten Körper; während jene die Extremitäten verkürzt und den breiten Leib möglichst der Unterlage direkt auflegt, verlängert diese die Extremitäten und hebt den Körper über die Unterlage empor.

Alle kletternden Formen, wie z. B. unsere Mauereidechse, zeichnen sich durch lange Finger und starke spitze Krallen aus. Wie weit der Unterschied selbst bei nahe verwandten Tieren geht, zeigt unsere Abbildung (s. Fig. 177). Am weitesten aber geht die Anpassung in den Fällen, wo sich an den Zehen besondere Haftapparate entwickeln. Wir finden solche „Haftlamellen“ unabhängig bei zwei Abteilungen entwickelt: bei den *Anolis* unter den *Iguaniden* und bei den als „Haftzeher“ bekannten *Geckoniden*<sup>1)</sup>, zu denen wohl auch die *Eublephariden* und *Uroplatidae* in näherer Beziehung stehen. Diese Haftlamellen,

<sup>1)</sup> Die nicht kletternden, wüstenbewohnenden Formen haben keine Haftlamellen (s. S. 312).

so verschieden sie auch im einzelnen gestaltet sein mögen, beruhen alle auf dem Prinzip, die Anhaftung durch Herstellung luftleerer Räume zu erzielen. Die Unterseite der Finger ist nämlich mit quergestellten Lamellen versehen. Diese werden zunächst umgelegt, mit dem Fuß der Unterlage fest aufgepreßt und dann aufgerichtet, so daß eine Anzahl luftleerer Räume entsteht. Die Anpassung auch an kleinere Unebenheiten ist gesichert durch einen Filz feinsten Härchen auf der Unterseite der Lamellen. Ihre Ausbildung im einzelnen ist so verschieden, daß es besser als eine lange Beschreibung ist, in beistehenden Fig. 178—183 einen Überblick darüber zu geben.

Die Einrichtung wirkt so sicher, daß ihre Besitzer nicht nur an senk-



Fig. 177. Linker Hinterfuß von *Tupinambis duséni* Lönnberg (erdbewohnend, grabend) und *Tupinambis teguixin* Lönnberg (kletternd). (Nach Lönnberg.)

rechten Wänden, sondern auch an selbst horizontal überhängenden Decken und Glas (s. Fig. 184) sicher laufen können.

Um diese Befestigung noch zu verstärken, hat, wie Tournier entdeckte, der kleine afrikanische Gecko *Lygodactylus picturatus* solche Haftlamellen an der Unterseite der Schwanzspitze erworben, welche ihn befähigen, bei seiner gewöhnlichen Ruhestellung, kopfabwärts, die Füße zu entlasten. Und bei einigen Formen, besonders *Ptychozoon*, soll, nach Gadow, die Haut an den Seiten des Körpers und Schwanzes Haftapparate haben.

Daß der Schwanz der baumbewohnenden Tiere überhaupt als Greiforgan zum Festhalten dient, ist eine häufige Erscheinung, die wir auch bei Säugetieren noch kennen lernen werden. So ist er denn auch bei baumbewohnenden Reptilien als „Wickelschwanz“ ausgebildet, dessen letztes Ende eben, wie sein Name sagt, um den zu ergreifenden Gegenstand herum-



gelegt wird (s. Fig. 220 u. 240). Solche Wickelschwänze, die auch in der Ruhe daran kenntlich sind, daß sie stets gerollt getragen werden, finden wir bei Agamiden (*Cophotis*) und Iguaniden (*Xiphocercus*) und bei den einzigen pflanzenfressenden Scinciden (*Macroscincus* und *Corucia*, die im Sande leben) und bei vielen Riesenschlangen und Baumvipern, wie *Atheris*, *Trimeresurus*. *Uroplates fimbriatus* soll seinen breiten blattförmigen Schwanz als Greifschwanz benützen. Diese Greifschwänze brechen auch nicht ab wie die anderer Reptilien, und werden bei gewaltsamem Verluste nicht regeneriert.

Am bekanntesten ist wohl der Greifschwanz der Chamäleontiden, jener

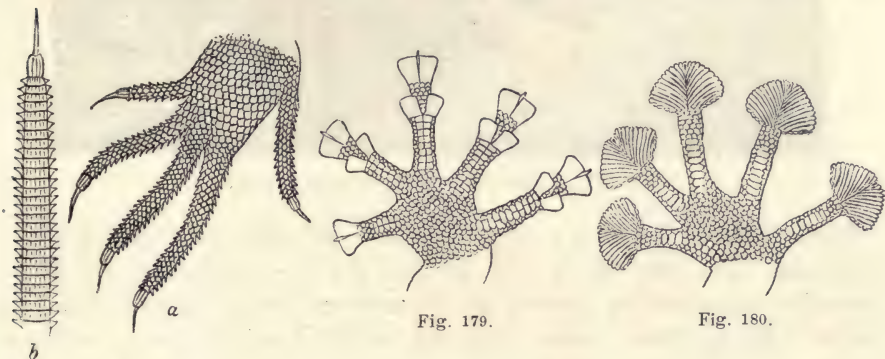


Fig. 178.

Fig. 179.

Fig. 180.

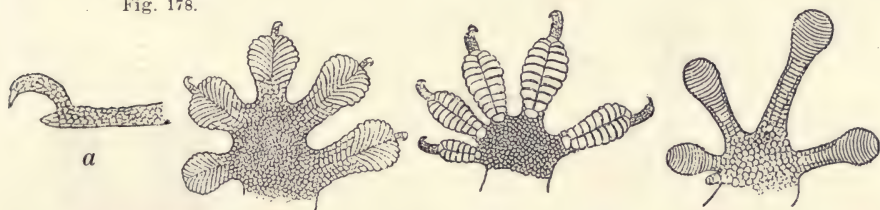


Fig. 181.

Fig. 182.

Fig. 183.

Fig. 178—183. Geckonenfüße von der Unterseite. (Nach Boulenger.)

Fig. 178. *Stenodactylus orientalis*, daneben einzelner Zeh (*b*) von unten. Fig. 179. *Calodactylus aureus*. Fig. 180. *Ptyodactylus homolepis*. Fig. 181. *Gehyra mutilata*, daneben Zeh (*a*) von der Seite. Fig. 182. *Hemidactylus coctaei*. Fig. 183. *Phelsuma andamanense*.

relativ häufigen Bewohner unserer Terrarien, die vielleicht die ausgesprochensten Baumierte unter den Reptilien geworden sind. Bei ihnen sind die Füße zwar in anderer Weise entwickelt als bei den Geckonen, aber doch vorzügliche Haftapparate. Es sind nämlich richtige Greifzangen (s. Fig. 220) geworden, indem je zwei und drei Finger zu einem Bündel verwachsen sind, und zwar sind an den Vorderfüßen das zu drei, an den Hinterfüßen das zu zwei nach innen gekehrt.

Dieser eigentümlichen Ausbildung entspricht auch eine osteologisch eigentümlich entwickelte Handwurzel (s. Fig. 185 u. 186). Die Knochen der proximalen Reihe nehmen in einer Vertiefung den gelenkkopfartig entwickelten Hauptknochen der zweiten Reihe auf. An diesen schließen sich die Finger

an und nur der erste und fünfte sind von ihm durch kleinere Knöchelchen getrennt. Die Erklärung dieses merkwürdigen Bildes, wie es Fig. 186 zeigt, ist nicht ganz leicht und die Deutungen sind noch zu keiner Übereinstimmung gekommen. Am meisten Anhänger hat wohl die etwas modi-



Fig. 184. Gecko an einer Glasscheibe haftend.

fizierte Ansicht Gegenbaur's. Danach ist der große Knochen das Centrale. Die Carpalia II, III, IV sind mit den entsprechenden Metacarpalien verschmolzen, worauf die Entstehung dieser Knochen aus zwei Kernen hinzudeuten scheint, während Carpale I und V noch in rudimen-

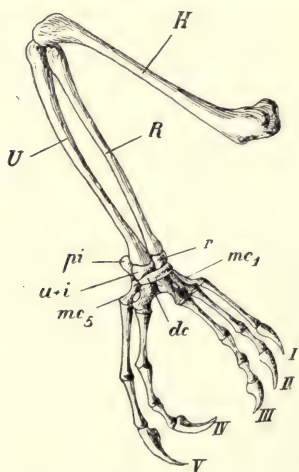


Fig. 185. Hand von Chamäleon melleri. (Nach Abel.)  
*H* Humerus; *R* Radius; *U* Ulna; *r* Radiale; *u+i* Ulnare + Intermedium; *mc<sub>1</sub>* Metacarpale 1; *mc<sub>5</sub>* Metacarpale 5; *dc* distale Carpalia verwachsen; *I-V* = 1.-5. Finger.

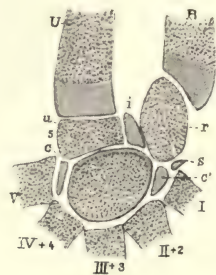


Fig. 186. Längsschnitt durch den Carpus eines Chamäleons.

(Nach Hoffmann.)

*U* Ulna; *R* Radius; *u* Ulna; *r* Radiale; *i* Intermedium; *c* Centrale; *s* Sesambein; *δ* fünftes distales Carpale.

tärem Zustande vorhanden sind. Doch gibt es noch andere Erklärungsmöglichkeiten. Auf jeden Fall aber wird die Mechanik der Chamäleonhand durch den tatsächlichen Befund genügend aufgeklärt.

Ein weiterer Unterschied des Chamäleons gegenüber den anderen Rep-



tilien besteht in der Stellung der Gliedmaßen, die nicht wie bei den Eidechsen seitlich vom Körper abstehen, sondern wie bei Säugetieren senkrecht nach abwärts (vgl. dort), so daß der Körper hoch über der Unterlage erhaben ist. Ihre Stellung ist wohl auch die Ursache von Veränderungen im Schultergürtel, wie Fehlen der Clavicula und Interclavicula. Sie verursacht wohl auch die eigentümliche, langsame schleichende, zitterige Fortbewegungsweise des Chamäleons.

Schließlich sei noch einer weiteren Wirkung des Baumlebens gedacht, die wohl gleichfalls bei den Chamäleonon ihre höchste Ausbildung erreicht, aber auch bei anderen baumbewohnenden Squamata sich findet, wie bei den Dipsadiden, Amblycephaliden, Pythoniden (Chondropython), Boiden (Xiphosoma) unter den Schlangen, nämlich die seitliche Abplattung des Körpers. Es kann hierdurch der Körper blattähnlich flach werden. Kommt dazu noch etwa eine dunkle Längslinie wie bei *Rhampholeon brevicaudatus*, so kann, zumal bei hervortretenden Rippen, eine auffallende Blattähnlichkeit erzielt werden. Ob es sich aber hierbei wirklich um Mimikry handelt, d. h. um Nachahmung der Umgebung, und welchen Nutzen das Tier davon hat, mögen die Anhänger dieser Theorie entscheiden. Tatsächlich leben neben diesem erwähnten Tier in derselben Gegend noch eine Anzahl andere Chamäleons, die diese täuschende Ähnlichkeit nicht besitzen. Wer will aber nachweisen, daß *Rhampholeon brevicaudatus* besser als die anderen fortkomme?! Mir scheint, wir können uns hier die Entstehung der Körperform aus der Lebensweise genügend erklären. Als Baument war es für *Rhampholeon* von Vorteil, einen möglichst schmalen Körper zu bekommen, um die Füße für die Bewegung auf den schmalen Ästen möglichst zu nähern. Dadurch wurde der Körper hoch und die Rippen traten heraus. Daß so eine Blattähnlichkeit zustandekam, scheint mir Zufall.

Eine solche Erklärung der Ursache, wie die Form zustande kommt, die hier einmal klar zu liegen scheint, scheint mir wichtiger zu sein, als nach dem Zweck zu fragen, wie es die Mimikrytheorie tut.

Noch einer Einrichtung des Chamäleons als Anpassung an das Baumleben muß hier gedacht werden. Es ist das die Fähigkeit, beide Augen unabhängig voneinander zu bewegen. Sie ist natürlich für diese Tiere, die



Fig. 187. *Lyriocephalus scutatus*.  
(Nach Gadow.)

häufig auf schwankendem Aste ihre Beute beschleichen, von großem Wert. Denn so können sie einerseits die Beute im Auge behalten, anderseits aber auch ihrem Wege die nötige Aufmerksamkeit schenken.

Auffallend bei dieser scheinbar so einseitigen Spezialisierung ist, daß die Chamäleons auf ebenem Boden keineswegs unbehilflich sind und daß *Chamaeleon vulgaris* manchmal auch in der Freiheit das Baumleben überhaupt aufgibt.

Natürlich sind die afrikanischen Chamäleons nicht die einzigen Reptilien, die Baumbewohner geworden sind. Sie haben sich aber diesem Leben am meisten angepaßt und so treffen wir bei ihnen auch die meisten Einrichtungen dafür.

In Asien werden die Chamäleons zum Teil ersetzt durch die Agamiden, die in einer Familie *Lyriocephalus* (s. Fig. 187) ihnen so ähnlich geworden sind, daß sie äußerlich eigentlich nur durch die Stellung der Zehen und die Augen von ihnen zu unterscheiden sind. Bei ihnen ist nämlich nur der Daumen und der Hallux den anderen Zehen opponiert, sonst haben sie denselben komprimierten, hochgestellten Körper.

In Amerika treten an ihre Stelle die Iguaniden, deren baumbewohnende Formen gleichfalls einen seitlich komprimierten Körper haben und in *Corytophanes* sogar die eigenartige Kopfbildung des Chamäleons wiederholen.

## 6. Fallschirmbildungen und Flugeinrichtungen.

Von kletternden Formen haben sich dann wohl auch die fliegenden entwickelt. Freilich darf man bei der Ableitung nicht an die hochangepaßten, mit seitlich komprimiertem Körper denken, da bei allen fliegenden Formen der Körper in dorso-ventraler Richtung abgeplattet ist. Eigentlich fliegende

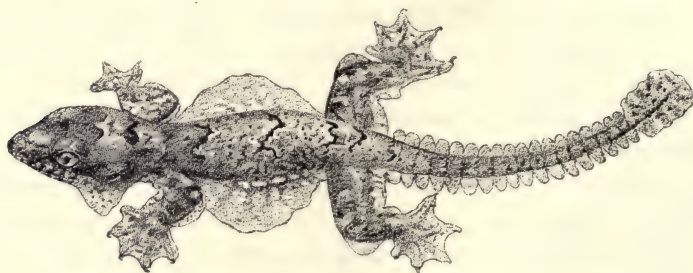


Fig. 188. *Ptychozoon homalocephalum*. (Nach Boulenger.)

Reptilien gibt es in der Jetztzeit nicht mehr. Es handelt sich dabei höchstens um Tiere, die vermittels einer fallschirmähnlichen Einrichtung mehr oder weniger weit, mehr oder weniger steil abwärts, niemals aber aufwärts gerichtete Sprünge ausführen können. Merkwürdigerweise sind alle mit einer solchen Einrichtung versehenen Reptilien — mit einer Ausnahme



von Madagaskar — auf Südostasien beschränkt. Hier ist sie aber mehrfach unabhängig erworben. Dieses Land zeichnet sich überhaupt durch eine außergewöhnlich große Anzahl von Wirbeltieren mit Fallschirmeinrichtung aus. Hier fanden wir schon Flugfrösche und werden von hier noch flatternde Säugetiere kennen lernen.

Einmal finden sich solche Flugeinrichtungen bei den Geckos und dann bei den Agamiden. Doch auch bei den Geckos sind die Flieger nicht mit-



Fig. 189. *Draco volans*. (Nach Gadow.)

einander verwandt. Im extremsten Fall ist der Flugapparat ein Hautsaum, der an den Halsseiten beginnt, bis zur Schwanzspitze zieht und sich auch auf die freie Extremität erstreckt. Die Zehen sind durch eine Art Schwimmhaut verbunden. So ist er entwickelt bei *Ptychozoon homalocephalum* (s. Fig. 188) aus dem Sundaarchipel. Ihm ähnelt das bisher nur von Borneo und Malakka bekannte *Mimetozoon* außerordentlich. Diese Ähnlichkeit beruht aber nur auf einer Konvergenz infolge Anpassung an gleiche Lebensweise, da beide von verschiedenen fallschirmlosen Geckonen abzuleiten sind.

Diese mit Flugapparat versehenen Geckonen stehen nicht unvermittelt da, sondern es gibt zwischen ihnen und den fallschirmlosen Zwischenstufen. So finden wir zunächst den Schwanz etwas abgeplattet, dann treten an der unteren Seite größere Schuppen auf (*Phyllodactylus*, *Doryura*), manchmal ist der Schwanz gezähnt an den Seiten (*Nycteridium*), oder die Zehen sind zuerst nur verbreitert, dann durch eine Haut halb (*Caudiverbera*) oder ganz verbunden, oder eine schwache Seitenfalte ist vorhanden (*Theradactylus*). Häufig treten auch mehrere dieser Merkmale zusammen auf: bei *Nubilia* und *Valernesia* finden sich schwache Schwimmhäute, und der

etwas deprimierte, unten flache Schwanz ist beiderseits mit einer Reihe Dornen besetzt.

Bei *Crossurus* ist der Schwanz gezähnt, die Finger ganz, die Zehen halb durch Haut verbunden, bei *Luperosaurus* finden sich Schwimmhäute und eine schwache Seitenfalte, bei den *Caudiverbera* von Chile ist eine schwache Seitenfalte vorhanden, der Schwanz gezähnt und die Zehen halb verbunden. Es soll hiermit keine Stammreihe aufgestellt werden, sondern nur gezeigt, wie sich der Fallschirm allmählich entwickelt haben kann. Vielmehr scheint sich *Mimetozeugon* aus den mit einer Seitenfalte versehenen *Hemidactyliden*, vielleicht über Formen mit verbreitertem Schwanz, wie *Hemi-*

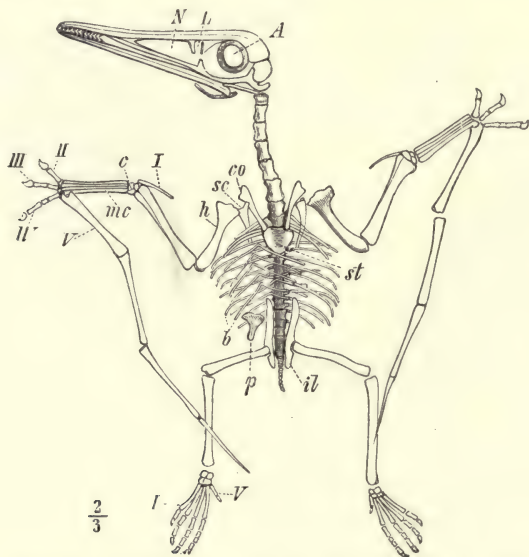


Fig. 190. *Pterodactylus spectabilis* H. v. M. von der Bauchseite. (Nach Döderlein.)

A Augenhöhle; L Tränenhöhle; N Nasenhöhle; b Bauchrippen; c Carpus; co Coracoid; h Humerus; il Ileum; mc Metacarpus; p Pubis; sc Scapula; st Sternum; I—V = 1—5 Finger bzw. Zehe (an der Hand (I) Spannknochen).

*dactylus platyurus*, entwickelt zu haben, während *Ptychozeugon* wohl aus den Geckoniden, speziell *Gecko rhacophorus*, nahestehenden Formen abgeleitet werden muß.

Noch besser ist der Flugapparat bei den zu den Agamiden gehörigen Drachen (s. Fig. 189) entwickelt. Sie können die ihn bildende Seitenfalte nach Belieben ausspannen und zusammenlegen. Gewöhnlich sitzen sie ruhig oben in der Krone der Bäume. Naht sich ihnen ein Insekt, so breiten sie plötzlich ihre Haut aus, springen mit ihrer Hilfe weit in die Luft hinaus und ergreifen mit fast unfehlbarer Sicherheit ihre Beute, um sich dann ruhig wieder auf einen Zweig niederzulassen.

Da die Flughaut von Rippen gestützt wird, war man bisher allgemein der Ansicht, daß sie auch von ihnen ausgebreitet würde. Dies bestreitet



jedoch der jüngste Beobachter, *Denninger*, der behauptet, daß sich die Tiere ballonartig aufblasen. Während ihm *Abel* hierin gefolgt ist, macht *Werner* mit Recht darauf aufmerksam, daß eine anatomische Untersuchung die Unmöglichkeit dieser Annahme ergäbe. Die Lungen hätten keine Fortsätze und die Flughaut kein Lumen. Außerdem habe die direkte Beobachtung erfahrener Reptilienpfleger gezeigt, daß sich die Tiere niemals aufblähen.

Eine starke Verlängerung der hinteren Rippen und deren Einbettung in die Muskulatur ist übrigens nichts Seltenes bei baumbewohnenden Formen; es ist dies bei Chamäleons und Geckos, wo sie sehr beweglich sind, der Fall, unter den Iguaniden bei *Anolis*, *Polychrus*, *Hoplurus*, *Chalorodon*, *Liosaurus*. So zeigen uns diese Tiere vielleicht den Weg, wie sich die Drachen entwickeln konnten.

Ähnlich wie *Draco* war auch der fossile *Nyctosaurus* gebaut, während sonst die ausgestorbenen Flugsaurier eine andere Entwicklungsrichtung einschlugen, die zeigt, daß sie an ein Leben in der Luft angepaßt waren und richtig fliegen, mindestens flattern konnten wie die Fledermäuse. Die Anpassung an das Luftleben ging aber bei ihnen weiter als bei den Fledermäusen; so finden wir bei ihnen eine größere Ähnlichkeit mit den Vögeln darin, daß die Knochen pneumatisch sind. Weitere Anpassungen (s. Fig. 190) sind die rechtwinklige Stellung des Schädels zum Hals. Der Schädel ist vogelartig zugespitzt und die einzelnen Knochen sind verschmolzen, allerdings besitzen die Augenhöhlen einen Scleroticalring. Der Brustgürtel erinnert mit der Ausbildung des Coracoids, der langen, schmalen, säbelartigen Scapula und dem oft gekielten Brustbein an die Verhältnisse, wie wir sie bei Vögeln noch kennen lernen werden. Aber die Clavicula fehlt. Der Arm erinnert insofern an Vögel, als der überhaupt sehr vogelähnliche Oberarm kurz und der Unterarm, vor allen Dingen aber die Metacarpalia, sehr lang sind, sogar dem Vorderarm an Länge gleichen können (*Pterodactylus*). Aber der Carpus, der in der distalen Reihe vier Knöchelchen enthalten kann, zeigt mehr Verwandtschaft mit dem der Reptilien.

Es sind vier Finger entwickelt. Die drei ersten, sehr zarten und kleinen, tragen kräftige Krallen, womit sich die Tiere in der Ruhe wohl an Baumzweigen aufhängen. Der vierte Metacarpus<sup>1)</sup> übertrifft die übrigen um das Drei- bis Vierfache an Länge. Er trägt den aus vier stark verlängerten Gliedern gebildeten Flugfinger, die Hauptstütze der Flughaut, die sich zwar als schmaler Saum längs den Körperseiten bis zum Tarsus erstreckt, deren Hauptform aber doch an die spitze Gestalt gutfliegender Vögel erinnert. Sie dehnt sich von dem Arm bis zur Schulter aus und es ist mög-

<sup>1)</sup> In Übereinstimmung mit *H. v. Meyer* und *Abel* nehme ich an, daß bei den Pterosauriern der 1. bis 4. Finger vorhanden ist, während andere Autoren meinen, daß die vorhandenen Finger dem 2. bis 5. entsprechen.

lich, daß ein kleiner Knochen, der dem Radiale anlag, der „Spannknochen“, zu ihrer Stütze diene. Das Becken schließt sich ganz an die Form ornithopoder Dinosaurier an. Das Verhältnis des kürzeren Oberschenkel zum längeren Unterschenkel (Tibia) erinnert ganz an Vögel. Sonst ist der Hinterfuß reptilienartig gebaut. Die Tiere trugen nicht nur am Hinterfuß, sondern auch an den freien Fingern Krallen, die sie auch benützt zu haben scheinen, etwa wie heute die Fledermäuse.

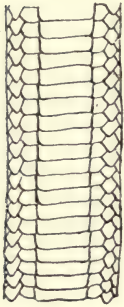


Fig. 191. Ein Stück aus der Mitte des Rumpfes von *Chrysopelea ornata* mit Bauchkanten. (Nach Werner.)

a Querschnitt; b Querschnitt fliegende Schlange.

Schließlich haben wir noch einer Flugeinrichtung zu gedenken, freilich einer sehr unvollkommenen. Die Baumschlangen, die sich ja durch manche Einrichtung, wie den schon erwähnten Greifschwanz, Abflachung des Körpers (z. B. *Langaha*,<sup>1)</sup> *Himantodes*, *Dryophis*), durch besondere Kiele an den Bauchschuppen dem Baumleben gut angepaßt haben, haben schließlich auch eine Art Flugapparat erworben. *Chrysopelea* und einige andere Schlangen des tropischen Asiens (s. Fig. 191), wie *Dendrophis*, *Dendrelaphis*, haben rechts und links an den Seiten der Bauchschilder je eine feine Naht. Längs dieser kann der Bauch der Tiere, die sich beim Sprung gerade strecken, eingezogen werden, so daß eine Hohlrinne entsteht, welche die Tiere sich im Fluge nur langsam senken und so sehr weit durch die Luft gleiten läßt.

## 7. Anpassung an das Wasserleben.

Überhaupt scheint der Schlangenkörper nur bei tiefgreifender Änderung der Lebensweise größeren Umformungen zu unterliegen. So zeigen die halb-aquatischen Schlangen, wie unsere Wassernattern (*Tropidonotus*), die nord-amerikanische Wasserviper (*Ancistrodon piscivorus*), amerikanische Anakonda (*Eunectes murinus* u. a.), kaum irgendwelche Anpassungserscheinungen. Allerdings finden wir bei der letzteren schon die Nasenschilder hinter dem Schnauzenschild zusammenstoßend, ein typischer Charakter der Wasserschlangen. Bei den Wasserreptilien findet nämlich eine Umlagerung der Augen und der Nase statt. Die Nasenlöcher werden auf die Oberseite des Kopfes gerückt (s. Fig. 194, vgl. Nilpferd), wofür z. B. unter den Colubrinen die Gattung *Grayia* ein Beispiel ist. Schließlich werden die Nasen-

<sup>1)</sup> Der lange, weiche, rüsselartige Fortsatz der Schnauze von *Langaha* ist vielleicht ein Sinnesorgan (Gefühl?), das ihr beim Klettern Dienste tut, wie ja auch die im Gestrüpp lebende *Rhinechis scalaris* zwei ähnliche Fortsätze hat. Als Übergang dazu könnte vielleicht die verlängerte Schnauze von den sumatranischen *Dryophis fasciolatus* erklärt werden.



eingänge durch kavernöses Gewebe automatisch verschlossen (fehlt bei *Ancistrodon piscivorus*), so daß einerseits die Luftgänge vor eindringendem Wasser geschützt sind, anderseits die Luft in ihnen zurückgehalten wird. Will das Tier atmen, so wird durch besondere Muskeln das Gewebe kom-

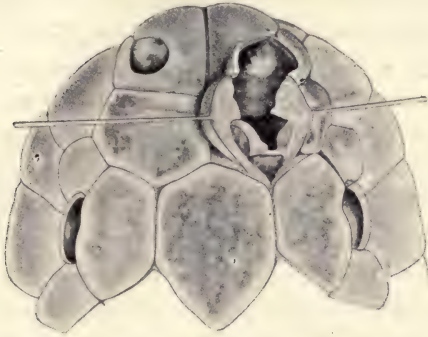


Fig. 192. Kopf von *Enhydris hardtwickei* Gray. Das rechte Nasenloch durch Spalten des Daches geöffnet, um das kavernöse Polster zu zeigen. (Nach Kathariner.)

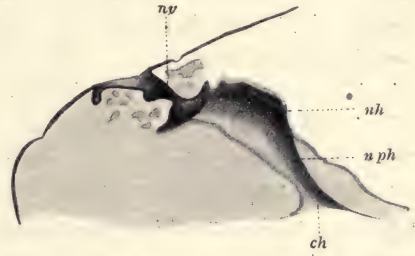


Fig. 193. Längsschnitt durch die rechte Kopfhälfte von *Pelamis bicolor* Daud. (Nach Kathariner.)  
ch Choane; nph Ductus nasopharyngeus; nh Nasenhöhlen; nv Nasenvorhof.

primiert. Dieser ganze komplizierte Apparat, dessen genauere Kenntnis wir Kathariner verdanken, liegt im Nasenvorhof. Während er für gewöhnlich bei den Schlangen kaum angedeutet ist, erreicht er bei *Enhydris* und *Pelamis* (s. Fig. 192 u. 193) eine Länge, die der Nasenhöhle selbst

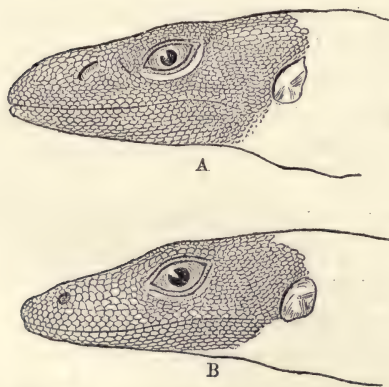


Fig. 195. Seitenansicht des Kopfes von *A* *Varanus bengalensis*, *B* *V. soloator*. Um den Unterschied des Kopfes bei landbewohnende (*A*) und wasserbewohnende (*B*) Formen zu zeigen, die nahe verwandt sind.

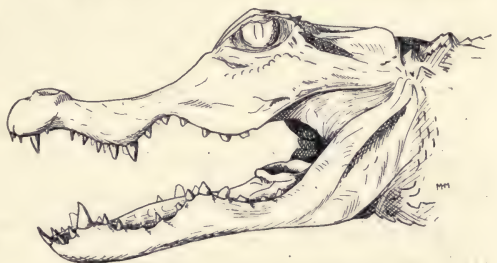


Fig. 194. *Osteolaemus tetrasqui* Cope.

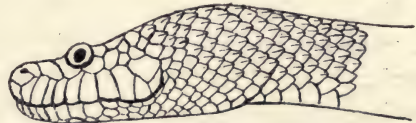


Fig. 196. Kopf einer Wasserschlange *Cerberus rhynchops*. (Nach Werner.)

Fig. 194—196. Köpfe wasserbewohnender Reptilien.

fast gleichkommt. Bei noch weiterer Anpassung rücken auch die Augen nach oben und erheben sich über das Niveau des Kopfes (s. Fig. 194—196, vgl. Wassersäuger). Diese für Wasserreptilien charakteristische Kopfform finden wir schon bei der europäischen Vipernatter, noch mehr ist dies

natürlich der Fall bei den Schlangen, die vollständig Wasserbewohner geworden sind, wie die Homalopsinae, die Acrochordinae und die Seeschlangen, die Hydrophiinae.

Diese vorstehenden Augen sind charakteristisch für solche Wasserbewohner, die an der Oberfläche des Wassers leben und beim Schwimmen nur die Augen darüber erheben. Wir finden sie unter den Amphibien daher bei den Fröschen, Salamandern und Tritonen. Sie stehen dagegen nicht vor bei solchen, die unter Wasser leben, wie *Amphiuma*, *Amblystoma* Siren u. a. Bei den Säugetieren hat sie das Nilpferd, das, wie ich im Berliner Zoologischen Garten beobachten konnte, gerne so schwimmt, daß der Kopf von dem Scheitel bis etwas vor den Augen über das Wasser emporragt, während die verschließbare Nase darunter gehalten wird. Wahrscheinlich deutet eine ähnliche Kopfbildung bei den lebenden Wasserreptilien auch eine ähnliche Haltung an. Kommen doch auch bei ihnen Nasenlöcher vor, die verschließbar sind. Und von den Krokodilen (s. Fig. 194) berichten verschiedene Beobachter, daß sie gerne so im Wasser liegen, daß nur die Nase und die Augen hervorsehen, zumal wenn sie auf Beute lauern. Diese Tiere scheinen nur auf dem Wasser schwimmende Beute wahrnehmen zu können. Wenigstens behaupten die Eingeborenen, daß Alligatoren nur an der Wasseroberfläche zuschnappen. Hagmann berichtet als Augenzeuge einen Fall, wo sich ein Mann durch Untertauchen vor einem Alligator rettete. Bei ausgestorbenen Formen dagegen, die wohl ständig unter Wasser lebten, und wie die Ichthyosaurier zum Teil sogar Anpassungen an das Leben in größeren Tiefen zeigen, oder die, wie die Plesiosaurier, ihren Kopf auf dem langen Hals (s. Fig. 205) wie ein Schwan über Wasser hielten, finden sich diese vorspringenden Augen ebensowenig, wie beim Walfisch oder Seehund, bei denen sie doch auf die Oberseite des Kopfes gerückt sind.

Bei vielen im Wasser lebenden Schildkröten ist die Nase oft rüsselartig verlängert, so bei allen Trionychiden (s. Fig. 202), bei manchen Chelydiden, wie *Rhinemys*, *Chelys fimbriata*. Wahrscheinlich dient sie hier ebenso wie die Bartfäden an der Kehle von *Cinosternum odoratum* einer Tastfunktion, die wohl die im Wasser zu geringen Dienste der Augen — die Wasserbewohner haben meistens im Gegensatz zu den großen Augen der Baumbewohner kleine Augen — unterstützen hilft. In ähnlicher Weise werden ja auch die tentakelähnlichen Schnauzenfortsätze der indochinesischen Süßwasserschlange *Herpeton tentaculatum* gedeutet. (Vgl. auch die verlängerte Schnauze der Baumschlangen S. 322 Anm.)

Weitere Änderungen in der Körperform bestehen in einem Zusammendrücken zunächst des Schwanzes, wie wir das ja schon als Unterschied der wasser- von den landbewohnenden Schwanzlurchen sahen. Es ist da sehr interessant zu sehen, wie bei den Schlangen auch der ganze Körper



an dieser Abflachung teilnimmt. So haben z. B. alle Hydrophiinae einen derartig komprimierten Körper. Nur bei *Platyurus* ist er drehrund; sie ist nämlich die einzige Seeschlange, die zeitweilig aufs Land geht. Ihr Schwanz hat allerdings, wie der Name sagt, schon eine vollständige Abflachung erfahren.

Dieser komprimierte Schwanz ist das Charakteristikum aller derjenigen Tiere, die sich im Wasser nach dem Prinzip des Schraubendampfers fortbewegen. Um nämlich die Umwandlungen zu verstehen, denen der Tierkörper beim Wasserleben unterworfen ist, müssen wir von der Erwägung ausgehen, daß das Wasser annähernd dasselbe spezifische Gewicht hat wie der tierische Körper. Da dieses also zum großen Teil die Last des Körpers trägt, kommt es für die Wassertiere nicht sowohl auf starke Stützen für den Körper an, wie bei den Landtieren, sondern nur auf eine möglichst schnelle Fortbewegung. Diese ist auf zweierlei Weise erreicht. Einmal, wie E. Fraas das so schön ausführte, nach dem Prinzip des Schraubendampfers, und dann nach dem Prinzip des Ruderbootes. Im ersten Fall hat der seitlich abgeflachte Schwanz die Fortbewegung übernommen, während die Extremitäten mehr der Gleichgewichtshaltung und der Steuerung dienen. Der Körper ist meist spindelförmig, oft seitlich abgeflacht und dann oft mit einer Rückenflosse versehen, um die aufrechte Stellung leichter wahren zu können. Der kurze Hals ist nur wenig vom Körper abgesetzt und der dicke Kopf in eine lange, spitze Schnauze ausgezogen.

Im zweiten Fall ist der Rumpf gedrunken, der kleine Kopf sitzt auf langem, beweglichem Hals, der Schwanz ist drehrund, kann somit nicht zur Fortbewegung dienen. Diesem Zweck dienen vielmehr die zu langen Flossen umgestalteten Extremitäten, die wie mächtige Ruder wirken.

Diese beiden Typen lassen noch weitere Einteilung zu und wir kommen, indem wir Fraas und Abel frei kombinieren, zu folgendem Schema:

#### A. Lokomotionsorgan am Hinterende des Körpers. (Prinzip des Schraubendampfers.)

##### I. Eidechsenartiger (tritoniformer) Anpassungstypus.

Die Hinterbeine nehmen an der Lokomotion teil und sind besser entwickelt als die oft verkümmerten Vorderbeine. Körper eidechsenartig gestreckt, Schwanz lateral komprimiert. — Beispiel: *Geosaurus suevicus*, Krokodile.

##### II. Spindelförmiger (fusiformer) Anpassungstypus.

Die paarigen Gliedmaßen nehmen an der Lokomotion nicht mehr teil, die hinteren stets kleiner als die vorderen, rudimentär bis fehlend, die vorderen dienen als Steuer- und Balancierorgane. Körper spindelartig.

a) Lokomotionsorgan, vertikal gestellt. — Beispiel: Ichthyosaurus (s. Fig. 197).

b) Lokomotionsorgan, horizontal gestellt. — Beispiel (nur Säuger): Phocaena, Manatus, Phoca.

#### B. Lokomotionsorgane an den Seiten des Körpers. (Prinzip des Ruderbootes.)

##### III. Flachbootartiger (cheloniformer) Anpassungstypus.

Beide Extremitäten übernehmen die Fortbewegung, bei schnellen Schwimmern sind die Vorderflossen größer. Flachbootartiger gedrungener Körper. — Beispiel: Chelone (s. Fig. 203), Plesiosaurus (s. Fig. 205, Aptenodytes, Otaria).

##### IV. Mosasauriformer Anpassungstypus.

Beide Flossen stark entwickelt, entweder als breite Paddeln oder schmale Riemen. — Beispiel: Mosasaurus.

Interessant ist, daß diese beiden Typen auf die beiden Gruppen der Reptilien verteilt sind, indem wir den ersten nur bei den Diapsiden, den zweiten nur bei Synapsiden finden. Aber in diesen beiden Gruppen ist die Schwimmfähigkeit nicht etwa mit einem Mal erworben, sondern offenbar mehrfach angebahnt. Finden wir doch auch unter den jetzt lebenden Diapsiden bei verschiedenen Familien als Anfang dazu eine semi-aquatische Lebensweise, wie bei den Agamiden (Physignatus, Lophura), bei den Iguaniden (Basiliscus, Iguana, Amblyrhynchus), bei den Tejiden (Dracaena) und den Varaniden. Bei allen diesen Formen ist aber die Anpassung kaum über

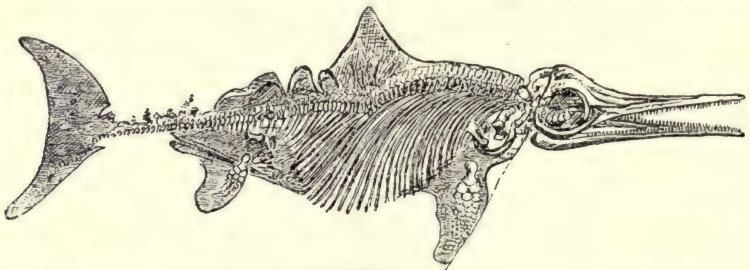


Fig. 197. Ichthyosaurus quadriseissus Quenst. (Nach Fraas aus Zittel.)

einen seitlich zusammengedrückten Schwanz und Körper hinausgegangen, der sich jedoch, z. B. bei Varanus, nur bei den im Wasser lebenden Spezies findet. Dazu kommt häufig ein Rückenamm, der sich freilich auch sonst findet, aber bei wasserbewohnenden stärker ausgebildet zu sein pflegt. So hat Conolophus nur einen schwachen Kamm rückwärts gebogener Stacheln auf dem Rücken, der bei der von ihr abstammenden Meerechse der Galapagosinseln, Amblyrhynchus cristatus, wie ihr Name sagt, recht beträchtliche Dimensionen erreicht hat.



Alle diese Tiere schwimmen mit an den Körper angelegten Beinen, nur durch die propulsatorische Kraft ihres Schwanzes vorwärtsgetrieben, wie man dies ja auch bei unseren Eidechsen sehen kann.

Einen Schritt weiter in der Anpassung an das Wasserleben sind die Krokodile gegangen, indem bei ihnen die Zehen der Hinterfüße durch Schwimmhäute verbunden sind. Dies ist um so merkwürdiger, als, wie wir sehen werden, sonst bei den Wassertieren, mit Ausnahme von den ausgestorbenen Meerkrokodilen, gerade die vordere Extremität mit wenigen

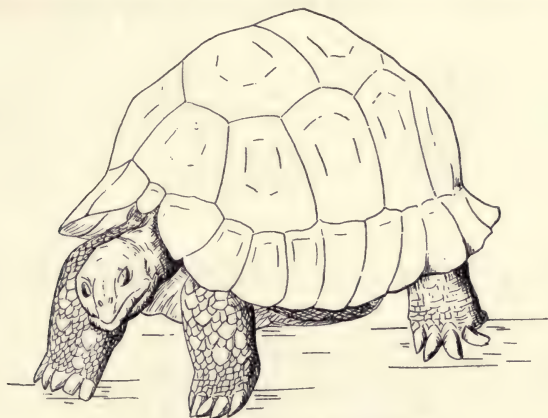


Fig. 198. *Testudo radiata* Schaw (Orig.).

Ausnahmen die größere ist. Vielleicht läßt sich das bei den Krokodilen aus der Form des Schwanzes erklären, der übrigens auch bei ihnen das Hauptschwimmorgan ist. Er ist nämlich anfangs bei ihnen noch rund und flacht sich erst später ab. Ein Teil der Krokodile, *Gavialis* und *Tomistoma*, hat übrigens schon die stark verlängerte Schnauze erhalten, wie wir sie sonst nur noch bei den extremsten Wasserformen der Synapsiden finden werden.

Diese weitgehendste Wasseranpassung wird von den lebenden nicht mehr erreicht. Überhaupt finden wir bei den Krokodilen nicht ihre höchste Entwicklung, obwohl die ausgestorbenen Meerkrokodile, die *Thalattosuchia*<sup>1)</sup>, noch einen bedeutenden Schritt über die lebenden hinausgingen. Hatten sie doch bei langgestrecktem, zugespitztem Schädel verkürzten Hals, aber verlängerten Rumpf, der in einen mächtigen Ruderschwanz auslief, und die Vorderextremitäten waren

<sup>1)</sup> Bei den lebenden Krokodilen ist es eine interessante, bisher noch unentschiedene Frage, ob sie von Landtieren abstammen oder von Hochseetieren, d. h. auf dem Wege zur Anpassung an das Wasser oder an das Land stehen. Während ihre ganze Organisation eher für das erstere spricht, zeigen sie im Embryonalleben eine Überzahl der Zehen, was letztere Ansicht stützt. — Erwähnt sei hierbei auch die merkwürdige, bisher noch unerklärte hufartige Verbreiterung der Endphalangen bei den Krokodil- und Alligatorembryonen.

zu Flossen geworden. Sie waren also schon sehr fischähnlich, hatten aber doch noch nicht die vollendete Fischgestalt, die wir bei den mesozoischen Ichthyosauriern und den Pythonomorphen finden. Sehen wir uns einen solchen Ichthyosaurier (s. Fig. 197) an, so macht das Tier vollständig den Eindruck eines Fisches. Es hat nicht nur seine Körperform, sondern wie ein Fisch Schwanzflosse, Rückenflosse, zwei Brustflossen und zwei Bauchflossen. Und erst eine genaue anatomische Untersuchung zeigt, daß wir es mit keinem Fisch zu tun haben. Freilich kündigt das auf unserer Figur schon die Schwanzflosse an mit der nach abwärts gekrümmten, in den

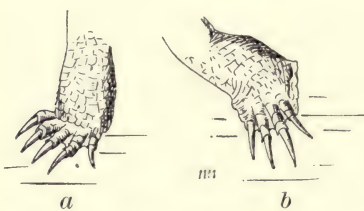


Fig. 199. *Emys orlicularis* (Orig.).  
a Vorderfuß; b Hinterfuß.



Fig. 200. *Rhinemys nasuta* (Orig.).  
a Vorderfuß; b Hinterfuß.

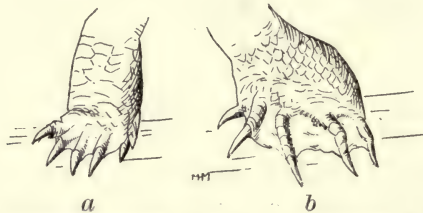


Fig. 201. *Chrysemis ornata* (Orig.). — a Vorderfuß; b Hinterfuß.

Fig. 199—201 zeigen die allmähliche Zunahme der Schwimmhaut mit zunehmender aquatiler Lebensweise.

unteren Flügel reichenden Wirbelsäule, während sie sich bei den Fischen nach oben wendet.

Die andere Form der Anpassung an das Wasserleben, das Prinzip des „Ruderbootes“, finden wir heute nur bei den Schildkröten; im Mesozoikum kamen noch die Plesiosaurier dazu. Die Form der Schildkröte, deren Panzer schon eingehend geschildert wurde, ist so bekannt, daß ich sie nicht zu beschreiben brauche. Den Weg, den sie als Anpassung an das Wasserleben von den landlebenden, grabenden Urschildkröten zurückgelegt haben, können wir noch an den lebenden Arten verfolgen. Speziell die größte Schildkrötenfamilie, die Testudinidae, enthält alle Übergänge von extremen Landschildkröten bis zu ebenso extremen Wasserbewohnern. Als typische Landform hat die Gattung *Testudo*, zu der die bekannte griechische Landschildkröte (*Testudo graeca*) gehört, einen hochgewölbten Rückenpanzer, vollständigen Bauchpanzer und bis zu den Nägeln verwachsene Zehen, sogenannte Klumpfüße, mit starken Nägeln (s. Fig. 198). Die europäische



Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis*) hat schon eine flache Schale und bewegt sich vermittels ihrer weitgespreizten, mit Schwimmhaut verbundenen Zehen (s. Fig. 199—201) halb kriechend, halb schwimmend im Sumpfe<sup>1)</sup>. Sie hat starke Nägel, vorn fünf, hinten vier, die weit über die Schwimmhaut hervorragen. In der Familie der Trionychidae (s. Fig. 202), Flußschildkröten, ist die Schwimmhaut schon viel stärker ausgebildet und

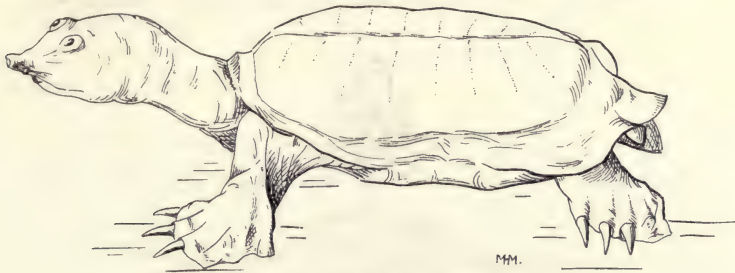


Fig. 202. *Trionyx* sp. (Orig.)

allein die drei inneren Zehen tragen Nägel. Es ist hier eine Arbeitsteilung in der inneren und äußeren Hälfte des Fußes eingetreten, die innere dient, wie bei der echten Landschildkröte, noch zum Graben, zum Zerreißen der Nahrung usw., die äußere zum Schwimmen. Der Panzer ist bei ihnen als Zeichen weitgehender Wasseranpassung sehr stark reduziert, indem die Randplatten fehlen, das Plastron unvollständig ist und die

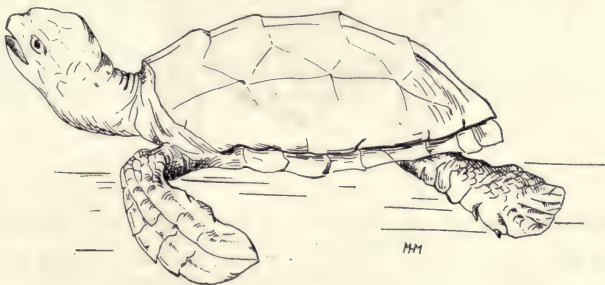


Fig. 203. *Chelone imbricata*. (Orig.)

ganze Schale statt mit Hornschildern mit einer lederartigen Haut überzogen ist. Die Schildkröte des Flyflusses in Neuguinea geht noch einen Schritt weiter, indem bei ihr die Glieder zu Flossen umgewandelt sind,

<sup>1)</sup> Sehr interessante Verhältnisse bietet *Cistudo carolina* dar. Diese Schildkröte ist gewissermaßen auf dem Wege zum Wasser wieder umgekehrt. Ihre langen Zehen, die flachen, durch eine Hautfalte am äußeren Rande noch verbreiterten Füße, die große Kopfbedeckung und die vorwiegende Fleischnahrung, zeigen ihre Verwandtschaft zu den Wasserschildkröten. Sie ist aber ein vollkommenes Landtier geworden und hat in Anpassung an das Landleben, außer der Kopfform, die konvexe Schale und die kurzen Finger ohne Schwimmhaut, welche die Landschildkröten auszeichnet, erhalten.

mit verlängerten Fingern, von denen nur noch zwei Nägel tragen. Bei den Chelonidae (s. Fig. 203), Meeresschildkröten, die nur noch zur Eiablage ans Land gehen, haben die Zehen, von denen noch zwei Nägel tragen, die Gelenke eingebüßt, sind also schon richtige Flossen geworden. Und zwar können wir bei ihnen schon ein starkes Überwiegen der vorderen Gliedmaßen über die hinteren feststellen (s. Fig. 204). Den höchsten Grad der Anpassung haben die niemals das Meer verlassenden Leder-

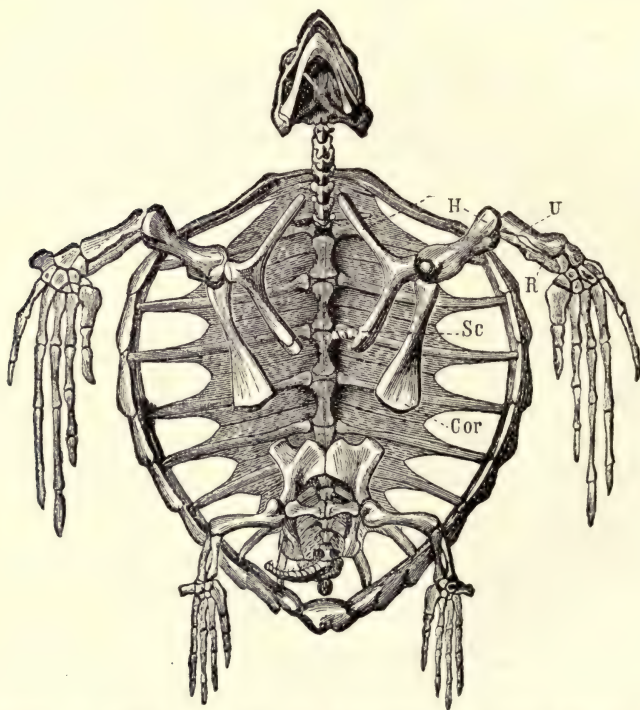


Fig. 204. Skelett von *Caretta L. sp.* aus dem Mittelmeer. Von unten gesehen. Das Plastron ist entfernt. (Aus Zittel.)

*Cor* Coracoid; *Sc* Scapula; *H* Humerus; *R* Radius; *U* Ulna. Man achte auf die starke weitgehende Rückbildung des Rückenpanzers dieser Meeresschildkröte.

schildkröten, Sphargidae, erreicht, die, wie schon gesagt, ihren Panzer verloren haben und deren Flossen auch keine Nägel mehr tragen.

Während die Schildkröten einen uralten Dauertypus darstellen, sind die ihnen verwandten meerbewohnenden Plesiosaurier (s. Fig. 205) auf das Mesozoikum beschränkt. Sie lassen sich stammesgeschichtlich mit ziemlicher Sicherheit von landbewohnenden eidechsenartigen Nothosauriden ableiten. Aber trotz einem Ausgang von äußerlich ähnlich gestalteten Tieren sind die bei den Plesiosauriern erreichten Endformen ganz andere, als wie wir sie bei den Ichthyosauriern kennen lernten. Hier ein langgestreckter Körper mit kurzem Hals und mächtigem Kopf, dort ein gedrungener schildkröten-



ähnlicher Leib mit langem Schwanenhals und kleinem Kopf, die in umgekehrtem Verhältnis zueinander stehen<sup>1)</sup>, und wahrscheinlich beim blitzschnellen Ergreifen der Beute (Fische) gute Dienste tun. Dazu kommt der lange Schwanz, so daß die Tiere in der Tat aussehen wie eine „durch eine Meerschilddrüse gezogene Schlange“.

Als weitere Umgestaltung bringt das Wasserleben das Schwinden des Hautpanzers, was wir ja schon bei den Lederschildkröten beobachteten (S. 297) und was wir bei allen Wasserreptilien wieder beobachten können (vgl. Fig. 204). Wo eine scheinbare Ausnahme besteht, wie etwa bei den Krokodilen mit ihrem mächtigen Hautpanzer, erklärt sich das wohl daraus, daß die Tiere

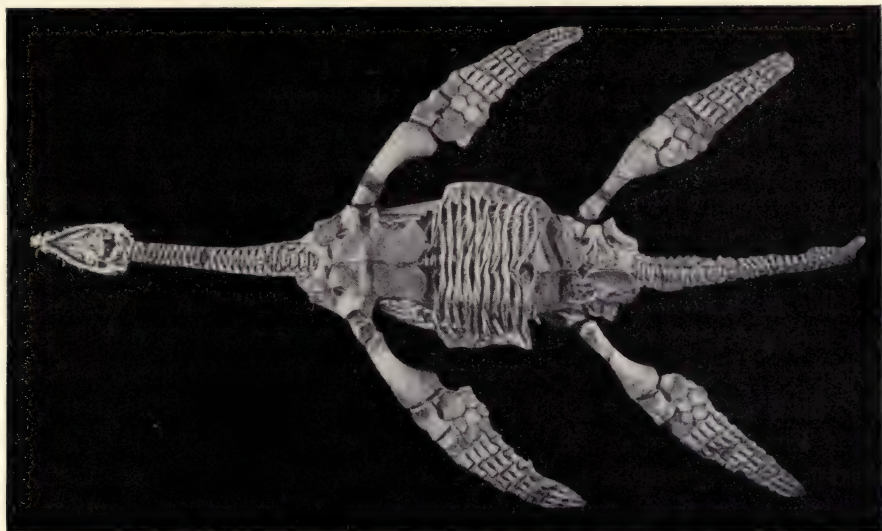


Fig. 205. *Thaumatosaurus victor*. (Nach E. Fraas.)

sich noch nicht allzuweit von ihren terrestrischen<sup>2)</sup> Vorfahren entfernt hatten. Aber auch sie hatten in der Jurazeit in den Thalattosuchia Zweige ins Meer geschickt, und diese rein marinen Krokodile waren nackt, wie die Plesiosaurier, die Mehrzahl der Pythonomorphen und die Ichthyosaurier. Mit letzteren teilten sie den Besitz eines besonders stark entwickelten Ringes von (beweglichen?) Knochenplatten im Auge, eines Scleroticarings, der wohl Druckschwankungen regulieren sollte. Bei den Wasserschildkröten, Chelodina, ist ähnlich, wie wir es bei Wüstenbewohnern sahen, das untere Augenlid durchsichtig geworden und kann so dem Auge als Schutz dienen, ohne es am Sehen zu hindern.

Die Nackthäutigkeit ist wohl nicht auf einmal erworben, sondern

<sup>1)</sup> Die Extreme sind nach Fraas *Plesiosaurus homalospondylus*, bei dem sich Hals zu Kopf verhalten wie 1 : 9, und *Pliosaurus*, wo das Verhältnis wie 2 : 1 ist.

<sup>2)</sup> Vgl. jedoch Anm. S. 327.

es mögen zunächst alle großen Schuppen in kleine aufgelöst sein, wie dies bei den Homalopsinen, die von großen zu kleinen Bauchschildern alle Übergänge zeigen, besonders aber bei Seeschlangen, Hydrophiinae, der Fall ist. Bei den Seeschlangen ist der Körper, ähnlich wie bei grabenden Reptilien (vgl. S. 306, überall vom gleichen Medium umgeben!), ringsum von gleich großen Schuppen bedeckt, trägt aber nirgends mehr Schilder. Ein solches oder ähnliches Schuppenkleid mag dann Lücken bekommen haben, was bei *Edestosaurus*, *Liodon* und den Pythonomorphen der Fall gewesen zu sein scheint, und schließlich überhaupt nur noch auf einzelne Teile beschränkt gewesen sein, wie bei den Ichthyosauriern auf die Finne, deren polygonale Knochenplatten wohl eine Stützfunktion hatten (vgl. Walfischflosse).

Mit diesen Betrachtungen kommen wir nun schon zur Anatomie. Es ist klar, daß Einflüsse, die auf die äußere Körperform derartige Einwirkungen ausüben, nicht weniger gestaltändernd auf die inneren Organe wirken. Schon äußerlich hatten wir gesehen, wie aus der fünfzehigen Extremität eine geschlossene Flosse wurde. Die geringsten Veränderungen erleiden die Gürtel. Gewöhnlich werden bei fortgeschrittener Umbildung (Ichthyosaurier, Plesiosaurier, Pythonomorphen) die ventralen Stücke breite plattenartige Gebilde, die bei den Plesiosauriern (s. Fig. 205), wo sie infolge der Verkürzung des Körpers nahe aneinander gerückt sind, zusammen mit den Bauchrippen eine Art Plastron bilden. Dem Brustgürtel fehlt meistens das Brustbein im Zusammenhang mit der Entlastung der Extremitäten. Dies verursacht auch das Loslösen des Beckengürtels von der Wirbelsäule (Ichthyosaurier, Pythonomorphen). Wie denn überhaupt die hinteren Gliedmaßen zu einer Reduktion neigen infolge geringeren Gebrauches, wenngleich es niemals zu einem vollständigen Schwunde kommt wie bei den Säugetieren.

Viel weitgehender als an den oben besprochenen Teilen ist die Veränderung an der freien Extremität. Und Osburn hat in seiner schönen Studie eine Anzahl Punkte aufgestellt, in denen die Glieder der Abänderung unterworfen sind (s. Fig. 204—210). Ich lehne mich an ihn in den folgenden Ausführungen an.

Zunächst beginnt 1. eine starke Verkürzung, an der die Finger jedoch nicht teilnehmen. Tibia und Fibula bzw. Radius und Ulna werden aus langen zylindrischen, kurze polygonale Platten, die sich schließlich nicht mehr von den Knochen der Handwurzel unterscheiden. Ebenso werden Humerus und Femur kurz und plattenförmig. Wie denn sich 2. das Bestreben zeigt, alle Hand- und Fußknochen, mit Ausnahme von Femur und Humerus, gleichartig zu gestalten, so daß unter Umständen die Deutung der einzelnen Teile Schwierigkeiten machen kann und zu zahlreichen Theorien Anlaß gegeben hat. Diese Gleichartigkeit hat ihre Ursache in der Gleichartigkeit der Funktion aller dieser Knochen. Das so erzielte gleichartige



„Pflaster“ macht natürlich eine Beweglichkeit der Knochen gegeneinander unmöglich, wie denn überhaupt 3. die Tendenz besteht, alle Gelenke innerhalb der freien Extremität zu unterdrücken. Da so Bewegungen innerhalb

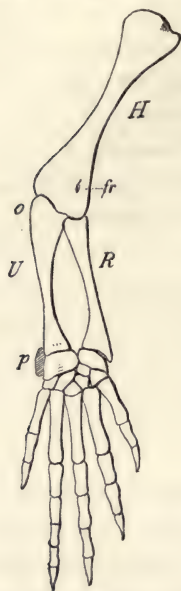


Fig. 206. Rechte Vordergliedmaße von Uromastix, primäres Landreptil. (Nach Gegenbaur.)

H Humerus; fr Foramen epicondyloideum; U Ulna; o Olecranon; R Radius; P Pisiforme.

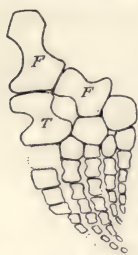


Fig. 209. Hinterfuß von Mixosaurus. (Nach Reppsi aus Osburn.)

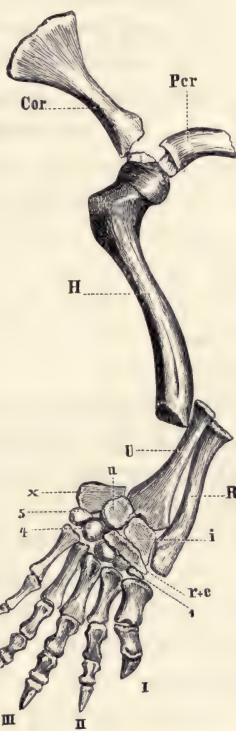


Fig. 207. Vorderfuß von Eurysternum wagleri H. v. Meyer. (Nach Zittel.)

cor Coracoid; H Humerus; U Ulna; R Radius; u Ulnace; i Intermedium; r+c Radiale Centrale; c distale Carpalia; x, os [pisiforme]; I—V Finger 1—5.

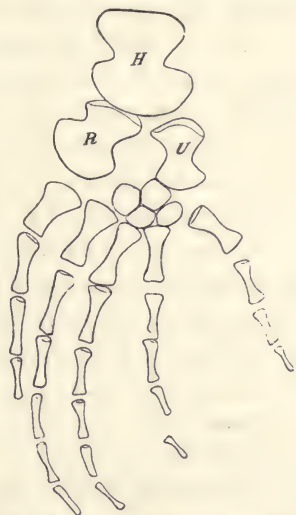


Fig. 208. Vorderfuß von Platecarpus icterius. (Nach Williston aus Osburn.)

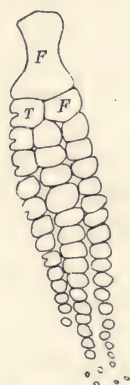


Fig. 210. Hinterfuß von Ichthyosaurus acutirostris. (Nach E. Fraas aus Osburn.)

Fig. 206—210. Figuren zur Bildung des Extremitätenskelettes bei Wasseranpassung. Vergl. a. Fig. 195, 204, 205, 203, 206. Vorderfuß eines Landreptils zum Vergleich. Fig. 207, Ulna und Radius schon verkürzt und etwas verbreitert. Fig. 204, Humerus, Radius und Ulna verkürzt und Hand verlängert. Fig. 208, Humerus, Radius und Ulna verkürzt und plattenförmig verbreitert. Fig. 209 und 210, Femur, Tibia, Fibula verkürzt und plattenförmig verbreitert. Alle anderen Knochen bilden ein gleichmäßiges Pflaster.

der Extremität unmöglich sind, schwinden auch 4. die überflüssigen Muskeln und deren Ansatzstellen. So entsteht denn ein vollständig festes, brettartiges Ruder, dessen Ende entweder lang und schmal (s. Fig. 204, 205, 206) oder kurz und breit (s. Fig. 208 u. 209) ist (Riemen bzw. Schaufel der

Ruderer). Die letztere Form dient wohl mehr dem kurzen kraftvollen Stoß, die erstere mehr der andauernden schnellen Bewegung. Sie ist es vorwiegend, die den Seeschildkröten das elegante „Fliegen“ im Wasser erlaubt, das alle Beschauer in Aquarien so entzückt.

Um nun eine Vergrößerung der rudern den Fläche zu erreichen, tritt im ersten Falle 5. eine distale Verbreiterung ein, welche auf zweierlei Weise erreicht wird, entweder durch sperriges Auseinanderstehen der Finger (s. Fig. 208) (Mosasaurier) oder 6. Auseinanderziehen der distalen Knöchelchenreihe des Tarsus (s. Fig. 209) oder 7. durch Vermehrung der Fingerzahl (Hyperdactylie) bis auf neun bei *Ichthyosaurus longimanus*.

Im zweiten Falle wird eine Verlängerung angestrebt, wobei ein langes, schmales Ruder erzeugt wird, so daß hierbei einzelne Finger verloren gehen können, wenn nur möglichste Länge erzielt wird. Diese wird erreicht durch 7. Verlängerung (s. Fig. 204) oder 8. Vermehrung (s. Fig. 210) (Hyperphalangie) der Phalangen. Um aber diesen Rudern die nötige Biegsamkeit zu geben, ist 9. eine starke Knorpelbildung vorhanden, welche die einzelnen Knochen oft weit von einander trennt.

Alle diese zu Flossen umgewandelten Extremitäten haben 10. die Tendenz, sich nach rückwärts zur Längsachse des Körpers einzustellen, was auf verschiedene Weise erreicht wird. Entweder ist das Glied ganz gerade, dann steht seine Längsachse nach hinten (s. Fig. 197 u. 205) (*Ichthyosaurus quadriscissus*), oder es ist gekrümmt. Und zwar kann dann die Rückwärtskrümmung erreicht sein dadurch, daß die Finger mit dem Arm und Bein einen Winkel bilden, der noch verstärkt werden kann durch einen Winkel zwischen Unter- und Oberarm (Schildkröten) (s. Fig. 204), oder dadurch, daß die langen Knochen gekrümmt sind, oder durch die größere Länge von Radius und Tibia im Vergleich zu Ulna und Fibula.

Bei allen den so umgeänderten Gliedern zeigt sich 11. eine auffallende Gleichheit in der Ausbildung der Vorder- und Hinterextremität (s. Fig. 205). Dieser Parallelismus kann nur aus der gleichen Art der Verwendung erklärt werden, die eben an beide dieselben Anforderungen stellte. Nur wurde die hintere weniger benützt, so daß sich im allgemeinen, wie schon bemerkt, 12. eine Tendenz zur Reduktion (s. Fig. 197 u. 204) dieser zeigt (mit Ausnahme der *Thalattosuchia*).

Schon bei den Wasserschlangen und Krokodilen hatten wir in den Nasenklappen besondere Einrichtungen kennen gelernt, die das Eindringen von Wasser in die Luftwege verhindern sollten. Bei den Krokodilen ist dieser Schutz noch durch zwei Einrichtungen verbessert. Die erste besteht in der Verlagerung der Choanen nach rückwärts, wie wir sie ähnlich noch bei Wassersäugern treffen werden. Die Choanen öffnen sich bei den Krokodilen nämlich erst hinter den Pterygoidea, also nur in geringer Entfernung vor dem Hinterhaupt. Dies ist eine verhältnismäßig junge Er-



werbung, denn bei den älteren Krokodilen, den Mesosuchia Huxleys, lagen sie noch hinter den Palatina vor den Pterygoidea.

Als weitere Schutzeinrichtung springt nun bei den Krokodilen von dem hinteren Choanenrand eine Hautfalte in die Mundhöhle vor, eine Art von Gaumensegel. Mit ihrer Hilfe kann die Mundhöhle nach hinten vollständig abgeschlossen werden, so daß, selbst wenn das Tier unter Wasser zur Nahrungsaufnahme den Mund öffnet, kein Tropfen Wasser in die Luftröhre eindringen kann.

Eine derartige Schutzeinrichtung fehlt den wasserbewohnenden Schlangen und Schildkröten völlig. Bei den letzteren ist zwar auch ein harter Gaumen vorhanden, doch ist er außerordentlich kurz. Die Choanen liegen sehr weit vorne, unmittelbar hinter dem Oberkiefer. Da haben nun die besonders zum Tauchen eingerichteten Trionychiden, wie *Trionyx muticus* und *Trionyx spirifer*, eine Art Kiemenatmung erworben. Ihr Schlund trägt nämlich blutgefäßreiche Zotten, die wie Kiemen imstande sind, Sauerstoff dem Wasser zu entnehmen. Die Tiere sind so imstande, nach der Mitteilung von Simon und Phelps Gage, bis zu zehn Stunden unter Wasser zu bleiben, wobei sie etwa sechzehnmal in der Minute Wasser in den Mund nehmen und wieder ausstoßen. In ähnlicher Weise ist auch die Mundschleimhaut der Seeschlangen umgestaltet, indem sie, besonders das Zahnfleisch, von zahlreichen, fein verästelten Blutgefäßen durchzogen ist. Allerdings leugnet Kathariner gegen West die respiratorische Bedeutung der Mundschleimhaut bei den Schlangen. Daß auch die Analsäcke vieler Schildkröten, welche stark vaskularisierte Wände haben, der Atmung dienen sollen, wurde schon erwähnt.

Bei den meisten Schlangen geht die Luftröhre in einen glattwandigen Sack über, der als Luftreservoir dient und so den Tieren erlaubt, stundenlang unter Wasser zu bleiben, ohne Luft zu schöpfen. Zwei größere Hohlräume im Inneren der Oberschnauze bei Varanen, die mit der Nase in Verbindung stehen, mögen denselben Zweck haben. Als Luftreservoir dienen wohl auch die sackartigen Erweiterungen, die sich an dem hinteren Ende der sonst alveolaren Lunge der Krokodile (s. Fig. 126, S. 255), Varane und anderer Reptilien finden.

Es wurde aber schon erwähnt, daß sich bei den Ichthyosauriern und auch bei einigen Mosasauriern Erscheinungen finden, die auf ein Leben in größerer Tiefe schließen lassen. Den Druckverhältnissen in großen Meerestiefen muß Rechnung getragen werden, wie dies Dollo gezeigt hat. Zunächst einmal muß die Blutversorgung des Hirns gesichert werden. Die dies gewöhnlich besorgenden Halsschlagadern liegen zu oberflächlich, um gegen Druckschwankungen genügend geschützt zu sein, sie sind also wohl, wie Dollo aus der Analogie mit den eine ähnliche Lebensweise führenden Walen schloß, rudimentär geworden. An ihre Stelle sind Gefäße getreten, die im

Wirbelkanal liegen, also vollständig geschützt sind. Bei den lebenden Walen läßt sich dies leicht nachweisen, bei den fossilen Meersauriern, wo die Weichteile fehlen, zeigt aber noch ein kleiner Ausschnitt im Hinterhauptsbein an, daß hier stärkere Gefäße durchtraten. Ferner wies D o l l o nach, daß bei ihnen die Schallleitung nicht durch das Trommelfell erfolgte, sondern auf molekularem Wege durch die mächtig entwickelte Columella. Denn bei den Ichthyosauriern war, gleichfalls eine Anpassung an die Tiefe, das Trommelfell rudimentär, bei dem Mesasaurier *Plioplatecarpus* aber war es verkalkt und so ein Schutzorgan für darunterliegende Teile geworden. In ähnlicher Weise ist ja auch bei *Chelonia* die Trommelhöhle mit einem Pfropfen besonders starker Haut ausgefüllt.

### 8. Anpassungen an mehrere Medien.

Nachdem wir so die wichtigsten Anpassungen an einzelne Elemente kennen gelernt, ist noch zu erwähnen, daß manche Reptilien sich recht gleichmäßig geschickt auch in mehreren Medien benehmen. Auf den dem Graben und Schwimmen angepaßten Fuß der *Trionychidae* wurde schon hingewiesen. Daß alle mit Flugeinrichtung versehenen Reptilien auch ausgezeichnete Kletterer sind, ist der Natur der Sachlage nach selbstverständlich.

Daß ein großer Teil unserer einheimischen Reptilien sich auch im Wasser zu benehmen weiß, können wir täglich beobachten. Besonders von der Ringelnatter hebt B r e h m hervor, daß sie gleich geschickt am Lande wie im Wasser ist. Die Meeresschildkröte, deren Anpassung an das Wasserleben wir schon erwähnten, hat Glieder, die, nach D a r w i n, mit ihren starken Krallen trefflich geeignet sind, über zerklüftete Lavamassen zu kriechen.

Daß viele am Land lebende Reptilien noch ein wenig klettern und gern im Gesträuch herumkriechen und selbst Bäume besteigen, wie unsere Äskulapnatter, ist schließlich nicht wunderbar. Merkwürdiger aber scheint, daß viele kletternde Formen auch gute Schwimmer sind, denn bei den Säugetieren schließt öfters das eine das andere aus. Selbst die Chamäleone als ausgesprochenste Baumbtiere wissen sich im Wasser recht wohl zu benehmen. All die Iguaniden (*Basiliscus*, *Iguana*, *Amblyrhynchus*), Agamiden (*Physignathus*, *Lophura*), Varaniden und Tejiden, die wir als gute Schwimmer mit besonderen Anpassungseinrichtungen für das Wasser kennen gelernt hatten, pflegen auch gute Kletterer zu sein, deren verlängerte Zehen, schon äußerlich sichtbar, das Zeichen des Baumbewohners tragen. Wenn man bedenkt, daß es sich dabei meistens um Bewohner tropischer Sumpfwälder handelt, die sich bei dem geringsten Anzeichen von Gefahr sofort von ihren Bäumen ins Wasser stürzen, so wird man diese Tiere ihrem Wohngebiet ausgezeichnet angepaßt



finden. Dasselbe gilt von der Anakonda und der Wasserotter (*Trigonocephalus piscivorus*), der gefürchtetsten Giftschlange Nordamerikas, die gern auf den über das Wasser hängenden Zweigen liegen, sich beim Nähern eiligst in das Wasser stürzen und elegant und schnell davonschwimmen, während andere, wie *Lachesis lanceolatus* auf Martinique Allerweltstiere geworden sind, die Felder, Moräste, Wälder, Flußufer bewohnen und ebenso geschickt auf ebener Erde sich bewegen, wie Bäume besteigen und in Flüssen schwimmen.

## 9. Färbung.

Die Farbe kann im Lauf der Entwicklung Veränderungen unterworfen sein, da öfters die Alten von den Jungen verschieden gefärbt sind. Stimmt bei zwei verwandten, aber differenten Arten die Jugendfärbung überein, so kann darin ein wertvoller phylogenetischer Hinweis liegen.

So haben bei *Trionyx hurum* und *Trionyx formosus* die Jungen zwei oder drei Paar großer runder Flecke auf dem Rücken. Überhaupt sind die Alten häufig viel weniger lebhaft gefärbt oder ganz einfarbig, wo die Jungen schön gefärbt sind. Dies ist z. B. der Fall bei den Chrysemyden, bei *Clemmys leprosa* u. a., während umgekehrt das Plastron von *Clemmys caspica* in der Jugend einfarbig schwarz ist, im Alter aber gelb mit schwarzen Flecken. Die Vierstreifennatter bekommt ihre charakteristische Zeichnung, der sie ihren Namen verdankt, erst im Alter. Ihre Jungen sind gefleckt. Gewöhnlich ist aber gerade das Jugendkleid durch Längsstreifen ausgezeichnet, wie bei sehr vielen Skinken, die dann im Alter einfarbig sind (*Mabuia quinquetaeniata*, *Eumeces quinquelineata*, *Lygosoma cyanurum*). Manchmal behalten die Weibchen zeitlebens das Jugendkleid und nur die Männchen erreichen die Endform. Sie stellen dann ein phylogenetisch fortgeschrittenes Stadium dar.

Manchmal stimmt die Farbe wunderbar mit der Umgebung. So sind Wüstenreptilien oft sandfarbig, Baumschlangen und Wieseneidechsen häufig grün. Man hat dann angenommen, es handle sich um Schutzfarben, die die Tiere den Augen ihres Gegners entziehen sollten, indem sie sie der Farbe ihrer Umgebung möglichst annähern. Aber sehr oft will die Theorie von der Schutzfärbung gar nicht stimmen. Und schon *Bedriaga* hatte gegen *Eimer* darauf hingewiesen, daß die Farbe der Mauereidechse von der der Umgebung unabhängig sei. Hier seien einige weitere Beispiele dafür angeführt. *Lacerta major*, die „am Rücken über und über grün, mit Ausnahme des Endteiles vom Schwanze“ (*Leydig*), „spangrün“ (*Lehrs*) ist, jedenfalls aber viel intensiver grün als die Gras und Kraut bewohnende *Lacerta viridis*, bewohnt in Dalmatien nach *Lehrs* „dürre, öde, vor allem, wenn möglich, felsige, steinige Plätze, am allerliebsten

aber — ganz wie *Lacerta ocellata* und ihre Nächstverwandten — altes Gemäuer“; „mehrere Meter hohe Cyklopenmauern“.

Ebenso bewohnt, nach O. v. T o m m a s i n i s Erfahrungen, die oberseits schön laubgrüne *Lacerta litoralis* bei Zara „ganz auffällig vorwiegend den grauen Karst“.

Bei Oran gibt es, nach F. D o u m e r g u e s Mitteilung, grüne und braune Mauereidechsen. Aber gerade die letzteren finden sich weniger an Mauern und Wällen als in Wäldern und dichtem Gebüsch (K r e f f t).

Es ließen sich noch mehr ähnliche Beispiele anführen. Bekannt ist ja der Streit um die „Farraglioneidechse“ geworden. Sie sollte nach E i m e r ein schönes Beispiel für Schutzfärbung sein, indem sie das Blau des Farraglioni-felsens nachahmte. Aber B e d r i a g a u. a. behaupteten, daß die Farbe dieser Felsen gar nicht blau, sondern rotgelb sei. Gerade jetzt scheint die dunkle Färbung der Eidechsen auf Inseln eine Erklärung gefunden zu haben, die mit einem Schutz durch die Farbe nichts zu tun hat. Es gibt nämlich auch auf den dalmatinischen Inseln ähnliche schwarze Formen von *Lacerta serpa*. Und K a m m e r e r, der diese kürzlich untersucht hat, schreibt darüber: „Der Faktor, welcher die Tierformen auf kleinen Felseninseln melanotisch macht, ist meiner Ansicht nach hauptsächlich die ungeheure strahlende Energie, der sie daselbst ausgesetzt sind . . . So erklärt es sich auch, daß gerade die Eidechsen auf Kamik, dem Scoglio mit hellstem Gestein, den vollkommensten bisher bekannten und denkbaren Zustand von Schwarzfärbung erreicht haben, weil hier zu strahlender Energie von oben noch die reflektierende von unten hinzukommt.“ Eine ähnliche Ansicht hatte schon B e d r i a g a geäußert.

Diese Erklärung versagt natürlich bei dem Auftreten von individuellem Melanismus zwischen normalen Individuen. Hier muß noch ein anderer Faktor mitwirken. L e y d i g hatte die Ursache in starkem Feuchtigkeitsgehalt gesucht. Er war zu dieser Annahme gekommen, weil er Melanos der Mauereidechse aus Deutschland gerade von feuchten Orten erhalten hatte. Doch erklärt das nicht, wieso immer nur einzelne Individuen an diesen Orten von Melanismus befallen werden.

Die eben erwähnten und ähnliche Erfahrungen hätten die Anhänger der Schutzfarbentheorie eigentlich stutzig machen müssen, zumal es Tiere gibt, die sich durch recht lebhaft leuchtende Farben auszeichnen, wie *Heloderma horridum* oder *Elaps corallinus*, die Korallschlange, deren Körper durch schwarze, gelbe und rote Ringe aufs schönste und lebhafteste geziert ist.

Aber diese Tiere waren ja giftig, und man half sich nun, indem man die Farben als „Warnfarben“ erklärte, die den anderen Tieren schon von weitem verkünden sollten, wie gefährlich ihr Träger wäre, und sie warnen, ihnen zu nahe zu kommen. So sollte dieser dann vor unliebsamer Störung gesichert



sein. Nun leben aber, wie schon der Prinz von Wied 1823 berichtete, in derselben Gegend, wo die Korallschlange lebt, noch zahlreiche, ganz harmlose Natternarten, welche die Farbe der Korallschlange aufs genaueste nachahmen. Ähnliches ist auch aus anderen Gegenden bekannt. So gleichen andere amerikanische Nattern (*Heterodon*, *Xenodon*) den giftigen *Ancistrodon* und *Lachesis*, und afrikanische (*Dasypeltis*, *Rhamphophis multimaculatus*) den Ottergattungen *Echis* und *Bitis* derartig, daß sie nur bei genauer Betrachtung von ihnen zu unterscheiden sind.

Da wurde von Mimikry gesprochen, d. h. die harmlose Schlange sollte die gefährliche nachahmen, um so unter ihrer Maske sicherer zu sein. Oder wenn gar die nachahmende Art ein Feind der nachgeahmten war (*Calamaria* und *Calophis*), so wurde womöglich angenommen, diese Nachahmung habe für den Verfolger den Zweck, sich um so unbemerkter dem Beutetier nähern zu können. In Wirklichkeit aber erliegt der Nachahmer ebensogut seinen Feinden wie der Nachgeahmte. Denn Schlangenfresser verzehren ebenso gern, wie wir gesehen haben, auch die Giftschlangen ohne Furcht vor ihren Giftzähnen.

So wurde mit der Mimikrytheorie eine Theorie auf die andere getürmt, eine immer kühner als die andere, ohne daß man bedachte, daß der ganze Bau schwanke, weil eben seine Grundlage auch nur Theorie war. Man fragte eben viel zu viel nach dem Zweck, anstatt nach der Ursache. Den Zweck aber, wenn ein solcher überhaupt vorhanden ist, werden wir nur in einigen ganz besonders glücklichen Fällen durch Zufall entdecken, wie etwa bei der Klapper der Klapperschlange (vgl. S. 348), da wir uns ja nie in die Psyche des verfolgten oder verfolgenden Tieres versetzen können. Und selbst bei den früher unter Schreckeinrichtungen aufgezählten Lappen des Chamäleons übertragen wir menschliche Anschauungen auf die Tiere. Wir wissen ja nicht, ob ihnen auch furchtbar erscheint, was uns so dünkt. Erst dann läßt es sich entscheiden, ob ein Verfolger vor den aufgestellten Kopflappen des Chamäleons erschrickt, wenn das einmal wirklich beobachtet ist, solange bleibt ihre Erklärung als Schreckeinrichtung rein theoretisch.

Wenn nun Tiere von ähnlicher Lebensweise, die aber in entfernten Gebieten wohnen, ähnlich sind, so wundern wir uns nicht darüber, sondern sprechen von Konvergenzerscheinungen. Warum greift man bei denselben Erscheinungen, wenn es sich um Tiere des gleichen Gebietes handelt, zu einer anderen Erklärung? Und gerade für die Korallenschlange und ihre Nachahmer hat G a d o w soeben gezeigt, daß von Mimikry gar keine Rede sein kann. Die Verbreitung der ihr ähnlichen harmlosen Schlangen ist eine viel größere<sup>1)</sup>. Die elapsähnlichen *Coronella* kommen vor bis Maryland, Indiana,

<sup>1)</sup> Ähnliches gilt auch von dem Fisch *Ophichthys colubrinus*, der die Seeschlange *Platurus colubrinus* nachahmen sollte. Auch hier ist der Nachahmer weiter verbreitet als das Vorbild. Er findet sich z. B. nach S c h n e e bei den Marshallinseln, wo jene

Kansas, Nebraska, also 400 Meilen weit vom Vorkommen der Elaps. Und in Gebieten, wo beide zusammen vorkommen, leben sie nie Seite an Seite. Elaps variiert sehr, manche dieser Varianten kommen auch bei Coronella vor, aber selten im gleichen Gebiet. Diese und ähnliche Gründe beweisen, daß Coronella durch ihre Farbe keinen besonderen Schutz genießt. Vielmehr haben beide, Elaps und Coronella, unabhängig voneinander ähnliche Färbung erreicht, wie Gadow an Hand der stammesgeschichtlichen Farbenentwicklung beider nachweist. Es handelt sich also einfach um eine Konvergenzerscheinung. Es scheint also wichtiger, mehr nach der Ursache der Farbenentstehung und weniger nach deren Zweck zu fragen.

Wir finden außerdem, was ich bei den Säugetieren näher ausführen werde, daß die Farbe wegen ihrer Struktur, ihrer Stumpfheit, und sei sie noch so bunt, verschwimmt. Ähnliches gilt auch für Reptilien. So schreibt Schne e, „daß die geradezu fabelhaft bunten Kleider der Javageckos und Rotfeuerfisches (Pterois) schon auf kurze Entfernung hin verschwimmen und sich dem Auge als ein schmutziges Grau oder ähnliche Nuancen darstellen“.

Es folgt hieraus, daß jede Farbe von Natur schützt, solange sein Träger sich ruhig verhält. Und wir müssen uns wundern, wenn wir bei Tieren wirklich auffallenden Farben begegnen, nicht aber über unauffällige. Aber natürlich werden die ersteren ihre Bedeutung haben. Ob sie jedoch einen Zweck haben oder eine Ursache, ist eine andere Frage, und mir scheint, wir sollten zunächst der Ursache der Farbenentstehung nachforschen, bevor wir nach einem Zweck suchen.

Über die Ursachen ist aber äußerst wenig bekannt. K a m m e r e r glaubt für den Melanismus auf Inseln eine solche gefunden zu haben, wie er überhaupt am Ende seiner zahlreichen Experimente über Farbanpassungen zu dem Schlusse kommt: „Ich glaube also, durch meine Experimente gezeigt zu haben, daß ‚Schutzfärbung‘ durch direkte Bewirkung seitens der Außenwelt zustande kommt.“

Überhaupt geben K a m m e r e r s weitere Untersuchungen manche wichtige Aufklärung über die Ursache der Entstehung von Farben. So konnte er durch erhöhte Temperatur bei Weibchen von *Lacerta muralis* die sonst nur den Männchen zukommenden ausgerandeten Rückenbinden, blaue Flecken an den Körperseiten und rote Bäuche erzielen. Ebenso hatte Temperaturänderung auf die Farbe von *Lacerta fiumana* erheblichen Einfluß; Erniedrigung der Temperatur wirkte aufhellend, Erhöhung verdunkelnd. Die bei beiden Geschlechtern verschiedene Zeichnung wurde nicht verändert.

fehlt. Zudem ist der Fisch durch sein Gebiß nicht nur hinreichend geschützt, sondern das schlangenartige Aussehen müßte ihm sogar in der Erwerbung seiner Beute hinderlich sein, indem sie die Beutetiere warne. Zudem kommt bei den dortigen Fischen eine ähnliche Zeichnung so oft vor, daß S c h n e e wohl mit Recht Konvergenz annimmt.



*Lacerta viridis* verlor bei starker Temperaturerhöhung im männlichen Geschlecht die blaue Färbung, die sonst zur Brunstzeit auftritt, in beiden Geschlechtern wurde die Kehle gelb und so wurde die Unterart *Lacerta viridis major* erzielt. Bei *Lacerta oxycephala*, *serpa* usw. wurde durch Feuchtigkeit und hohe Temperatur Melanismus erzielt, während niedere Temperatur und trockene Haltung ein Aufhellen zur Folge hat.

Neuerdings hat Kobelt den Versuch einer physiologischen Erklärung des Farbenmusters der Tiere gemacht. Indem er davon ausgeht, daß häufig um die Sinnespforten, Auge, Schnauzenspitze, eine Anhäufung von Pigment zu beobachten ist und daß oft davon die über den Körper ziehenden Längsstreifen ihren Ausgang nehmen, meint er, daß die Zeichnung der Tiere ein Produkt der Sinnesorgane wäre. Durch stärkere Reizung entstände Anhäufung des Pigments in den Sinneszellen, welches sich von hier und auf Längsbahnen, oder bei Querstreifung, radiär verbreite. Letztere Verbreitung kann auch Fleckung oder Ringelung zur Folge haben. Und Toldt's Beobachtungen, wonach die schwarzen Längsstreifen des Katzenfelles aus Epidermisleisten ihren Ursprung nehmen (vgl. dort), scheint dieser Überernährungstheorie günstig zu sein. Trotzdem scheint es sich doch eher um den Versuch einer Erklärung zu handeln, als um einen zwingenden Nachweis, wie und warum die Zeichnung in einem konkreten Falle gerade so werden mußte, wie sie ist.

Bei Gelegenheit der Farben muß noch eine Einrichtung der Reptilien erwähnt werden, deren Bedeutung noch völlig unklar ist. Es ist dies die Fähigkeit, die manche Reptilien haben, wie *Calotes*, *Agama colonorum*, *Anolis*, *Polychrus* u. a., plötzlich die Farbe zu ändern. Am bekanntesten ist diese Eigenschaft bei den Chamäleonen, die übrigens dem jungen, eben geborenen Tiere noch abgeht. Diese sind schneeweiß, eine Farbe, die wohl als Grundfarbe anzusehen ist.

Die Epidermis ist nämlich auch bei erwachsenen Tieren farblos und die Malphigische Schicht zeigt keine Besonderheiten, außer daß sich darin einige große irisierende Zellen finden. Die Lederhaut enthält eine große Anzahl lichtbrechender Zellen, in denen Guaninkristalle liegen, und welche durch Reflexion des direkt auffallenden Lichtes die weiße Farbe verursachen. Die Zellen, welche der Oberfläche näher liegen, enthalten Öltropfen und sind gelb gefärbt. Zwischen ihnen liegen große, verzweigte Zellen, die Chromatophoren, welche braunes oder rotes Pigment in Körnchenform enthalten. Durch Kontraktion der Zellen kommt das Pigment bald der Oberfläche näher, bald entfernt es sich wieder. Durch diese Veränderungen wird der Farbenwechsel hervorgerufen. Diese Bewegung kann, wie es scheint, willkürlich vom Tiere beeinflusst werden, hängt aber etwas von äußeren Anreizen, wie Wärme, Kälte, Licht und Dunkelheit ab.

## IV. Lebensäußerungen der Reptilien in Beziehung zu anderen Lebewesen.

### A. Gleicher Art.

Nachdem wir bisher betrachtet haben, wie sich die Reptilien gegenüber der toten Materie verhalten und welche Veränderungen ihr Körper dabei erlitten hat, wollen wir nunmehr die Beziehungen zu der Lebewelt ermitteln und sehen, welchen Einfluß diese auf die Gestalt der Kriechtiere ausüben.

#### 1. Fortpflanzung der Reptilien.

**Verhältnis der Geschlechter.** Überall bei den höheren Tieren treten uns zwei getrennte Geschlechter, Männchen und Weibchen, entgegen, auf deren Zusammenwirken die Erhaltung der Art beruht. Die Beteiligung der beiden ist dabei verschieden; von den Männchen scheint der Anlaß zum eigentlichen Geschlechtsverkehr auszugehen. Sie reizen in den meisten Fällen durch Bewegungen oder Berührungen die geschlechtlich weit passiveren Weibchen oder zwingen sie geradezu mit Gewalt dazu. Die Stärke des Geschlechtstriebes kann erst der ermessen, der sieht, wie manche in Terrarien gehaltene Reptilien ihre eigenen Geschlechtsgenossen, teilweise sogar fremde Arten vergewaltigen, wie dies z. B. nach K r e f f t besonders häufig bei manchen Skinken (*Eumeces*) der Fall sein soll. Ebenso sollen Männchen von *Lacerta agilis* häufig die kleinen Weibchen von *Lacerta viridis* zum Geschlechtsverkehr zwingen (W e r n e r). Auch führt der Geschlechtstrieb der Männchen zu Kämpfen untereinander um den Besitz des Weibchens. Während nun das Weibchen sich bis zur Begattung relativ passiv verhält, beginnt nach erfolgter Befruchtung sein Anteil an der Fortpflanzung. In seinem Körper sollen sich die Jungen entwickeln, es übernimmt öfter auch noch eine weitere Sorge für die Nachkommenschaft, indem es Höhlen für die Eier gräbt, oder in selteneren Fällen diese gar bewacht und ausbrütet.

**Sekundäre Geschlechtsmerkmale.** Diese verschiedene Beteiligung bei der Erhaltung der Art bedingt denn auch eine verschiedene



Ausbildung der beiden Geschlechter. Oft freilich fehlen solche Unterschiede oder sind gering und bestehen nur in kleinen Größendifferenzen. So pflegen bei *Lacerta* die Männchen, die ja Kämpfe um den Besitz der Weibchen ausführen und diese zum Geschlechtsverkehr zwingen müssen, deshalb meist größer zu sein als die Weibchen; eine Ausnahme macht nur *Lacerta vivipara*, wo das Umgekehrte der Fall ist. Hier steht offenbar der größere Körper des Weibchens damit in Zusammenhang, daß die Jungen länger im mütterlichen Körper bleiben und so größere Anforderungen an ihn stellen als bei den anderen Arten. Dieselbe Ursache hat wohl auch die ganz besondere Größe der lebendig gebärenden Seeschlangenweibchen, die meistens die Männchen an Größe übertreffen. Es finden allerdings auch bei ihnen keine Kämpfe um die Begattung statt. Umgekehrt erklärt sich der größere und dickere Kopf vieler Lacertiden, wie *Lacerta ocellata*, *pater*, *viridis* u. a., wohl aus einer stärkeren Entwicklung der Muskulatur, die deswegen nötig ist, weil diese Tiere um die Weibchen kämpfen und diese bei der Begattung in der Gegend der Hinterbeine oder des Kopfes mit dem Maule festzuhalten pflegen.

Daß der Schwanz bei den Männchen vieler Arten, Schildkröten und Squamata, an der Basis stark angeschwollen ist, hat eine einfache mechanische Ursache darin, daß der Doppelpenis in der Ruhelage dahin zurückgezogen ist. Weniger klar ist, warum er im männlichen Geschlecht bei Süßwasserschildkröten und Schlangen länger ist. Bei den Schlangen könnte man vielleicht annehmen, daß die Leibeshöhle der Weibchen, die die Eier bergen soll, nach rückwärts ausgedehnt ist, bei den Schildkröten versagt aber dieser immerhin recht fragliche Erklärungsversuch völlig.

Bei den Schildkröten zeichnet sich das Männchen zudem meist durch einen konkaven Brustschild aus, welcher bei den Weibchen meist gerade, selbst schwach gewölbt ist. Der Zweck dieser Einrichtung ist ohne weiteres klar.

Ihre unmittelbare Beziehung zur Begattung ist auch leicht einzusehen bei den stachelartigen Schuppenkielen, die sich an der Unterseite vieler männlicher Seeschlangen finden, wie bei *Enhydryis*. Sie haben ebenso wie die Penisstacheln wohl den Zweck, eine größere Stetigkeit der Verbindung beim Geschlechtsakt zu erzielen. Denselben Zweck mögen wohl auch die Horntuberkeln an den Hinterextremitäten der Schildkröten *Staurotypus* und *Cinosternum* besitzen, ebenso die ähnlichen Horntuberkeln an der Unterseite der Schwanzbasis der Öduriden. Hierher gehören wohl auch die langen, stachelartigen Sporen an der Schwanzbasis der Tejiden *Cnemidophorus*, *Centropyx* (s. Fig. 211). Auch mag hierbei erwähnt werden, daß bei *Pygopus*, *Dibamus* und bei den Riesenschlangen die (hinteren) Gliedmaßenstummel im männlichen Geschlecht stärker entwickelt sind.

Während bei den bisher behandelten Geschlechtsunterschieden eine

Erklärung möglich ist, ist eine solche bei den im folgenden zu besprechenden oft recht schwer, wenn nicht unmöglich. Warum finden sich z. B. Geschlechtsunterschiede in der Zahl der Schilder bei vielen Schlangen, warum ist der Hals der Hydrophidenweibchen schlanker als der der Männchen?

Warum sind diese oft anders gefärbt als jene? Schon bei einem so primitiven Tier wie *Sphenodon* finden wir Farbenunterschiede in den Geschlechtern.

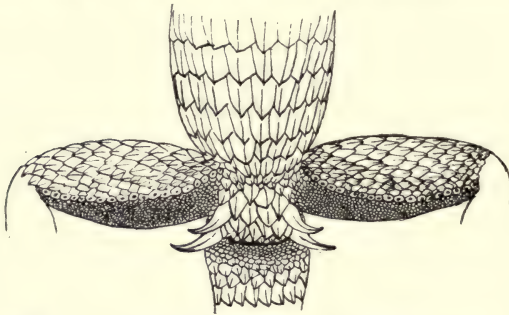


Fig. 211. *Centropyx pelviceps*. ♂ mit Schenkelporen und Sporenschuppen vor der Kloake.  
(Nach Werner.)



Fig. 212. Fuß von *Chamaeleon basiliscus* ♂.  
(Nach Krefft.)

Ist doch das Männchen durch einen schwarzen Schulterfleck ausgezeichnet und seine Kehle schön violett gefärbt und mit weißen Längslinien geziert. Von den zahlreichen Beispielen für Geschlechtsunterschiede bei den Squamata sei nur angeführt, daß von *Lacerta muralis fusca* das Männchen häufig einen roten Bauch und punktierten Rücken, das Weibchen weißen Bauch und ungefleckten Rücken besitzt, bei *Algiroides nigropunctatus* hat das Männ-

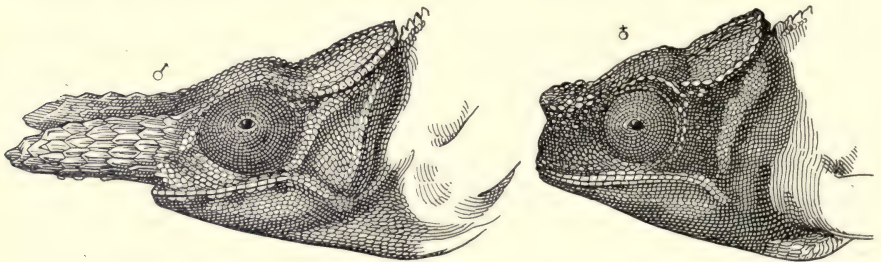


Fig. 213. *Chamaeleon bifurcus*. (Nach Darwin.)

chen blaue Kehle und feuerroten Bauch, das Weibchen ist einfach grünlich unten.

Bei den Schildkröten hat *Cistudo* im männlichen Geschlecht rote Augen, im weiblichen braune. Bei *Calotes mystacus* verfügt das Männchen über einen reichen Farbenwechsel, während das Weibchen einfarbig erd-braun ist. Das Männchen von *Liolepis* ist imstande, seinen Körper stark abzuflachen, während den Weibchen diese Fähigkeit fehlt

Damit kommen wir wieder zu den morphologischen Unterschieden zurück.



Da gibt es denn weiter als sekundäre Geschlechtsunterschiede zahlreiche Hautanhänge, wie der Fersensporn des männlichen *Chamaeleon basiliscus* (s. Fig. 212). Bekannt sind ja die Schnauzenhörner der männlichen Chamäleonen, bei denen manche Speziesnamen, wie *rhinocerus*, *brevicornis*, schon diese Eigentümlichkeit andeuten. Während diese Formen einhörnig sind, hat *Chamaeleon montium*, *bifidus* u. a. zwei Hörner (s. Fig. 213) und *Chamaeleon oweni* außer dem Schnauzenhorn noch zwei Supraorbitalhörner (s. Fig. 214), *Chamaeleon quadricornis* hat sogar vier Hörner auf der

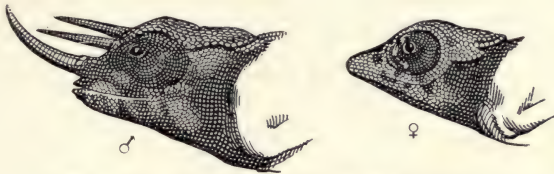


Fig. 214. *Chamaeleon oweni*. (Nach Darwin.)

Schnauzenspitze. Ähnlich ausgezeichnet sind auch die Männchen von *Ceratophora aspera*, *stoddaerti* (s. Fig. 215) und *Metopoceros cornutum*. Merkwürdigerweise kommen aber auch in den genannten Gattungen Arten vor, bei denen beide Geschlechter gehört sind, wie *Chamaeleon nasutus*, *gallus*, *Ceratophora tennenti*. Das ist überhaupt bei diesen Hautanhängen häufig der Fall, daß sie in beiden Geschlechtern gleichzeitig ausgebildet sind, dann allerdings gewöhnlich beim Weibchen schwächer, oder in einer Art nur beim Männchen, in der nächstverwandten aber bei beiden.

Es handelt sich dabei um Nacken- und Rückenkämme, um Kehlsäcke, also Bildungen, die vorwiegend den Agamen und Iguaniden zukommen. Einen Kehlsack nur im männlichen Geschlecht haben beispielsweise *Sitana*,



Fig. 215. *Ceratophora stoddaerti*. (Nach Darwin.)

*Otocryptis*, *Lyriocephalus* u. a., während er bei *Draco* und den Anoliden in beiden vorkommt, beim Männchen aber stärker entwickelt ist. Dasselbe gilt von dem Rückenkamme, der bei *Basiliscus* z. B. nur den Männchen, bei *Lophura* aber beiden Geschlechtern zukommt, aber beim Männchen höher ist.

Ebenso verhalten sich ihrem Auftreten nach die Femoralporen, jene eigentümlichen Gebilde, die sich an der hinteren Unterseite der Oberschenkel vieler Eidechsen finden, und die Analporen. Wenn sie sich auch häufig bei den Männchen allein finden, z. B. wo sie bei Geckonen auftreten, bei den

Eublephariden, Enyloides (Iguanide), so kommen sie doch in mindestens ebenso zahlreichen Fällen auch den Weibchen, und zwar auch in gleicher Anzahl zu (viele Agamiden, Lacertiden usw.), wenn auch ebenfalls im männlichen Geschlecht meist stärker entwickelt.

Eine biologische Erklärung für alle diese zuletzt genannten sekundären Geschlechtsmerkmale ist nicht leicht, ja oft unmöglich. Daß die Perianal- und Femoralporen keine „Haftdrüsen“ zum Festhalten der Weibchen sind, wie man früher annahm, geht schon daraus hervor, daß bei der Begattung diese Teile gar nicht in Berührung mit dem anderen Geschlecht kommen. Die genaue anatomische Untersuchung dieser „Schenkeldrüsen“ (s. Fig. 216), wofür man sie früher hielt, hat nur ergeben, daß es sich nicht um Drüsen,

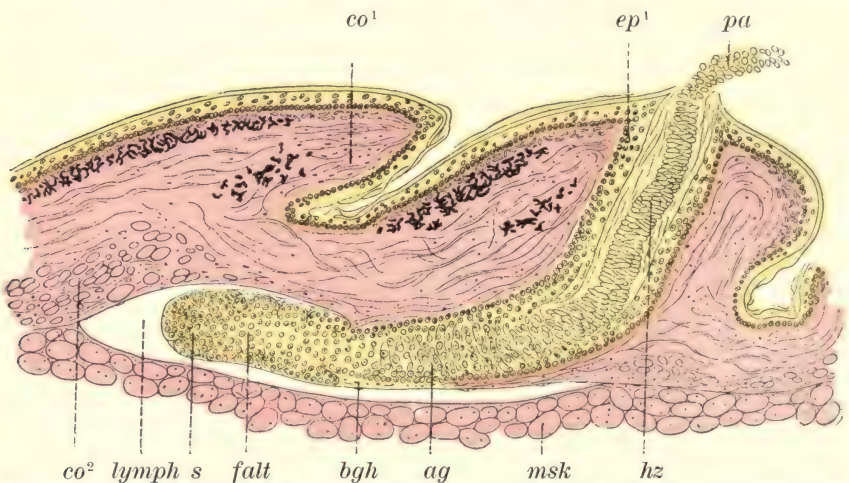


Fig. 216. *Lacerta agilis*. Schenkelpore im Längsschnitt. (Nach Tölgl aus Schimkewitsch.) *ag* den Ausführungsgang darstellender Abschnitt; *bgh* bindegewebige Hülle; *co¹* und *co²* verschiedene Schichten des Coriums; *ep¹* epithelialer Teil des Organs, der die Fortsetzung der Epidermis darstellt; *falt* gefalteter Teil; *hz* ein Teil der verhornten Zellen, die nach außen papillenförmig (*pa*) hervorragen; *lymph* den gefalteten Teil umgebender lymphatischer Hohlraum; *msk* Muskeln; *s* Scheidewand zwischen den einzelnen Lappen des gefalteten Teiles. Derivate des Ectoderm braun, Mesoderm rot.

sondern um höchst eigenartige Gebilde handelt, deren abgeschiedene Masse aus verhornten Epidermiszellen besteht, über ihre Bedeutung jedoch keine Klarheit gebracht. Es mag das Verhalten bei den Eidechsen, wie Werner annimmt, das ursprüngliche sein, daß sie nämlich in beiden Geschlechtern vorhanden waren, und nur, wo sie fehlen, rückgebildet sind.

Sicherlich ist dies wohl der Fall mit den Rückenkämmen. Hier haben wir es wahrscheinlich mit einer alten ererbten Eigentümlichkeit zu tun. Besitzt doch auch *Sphenodon* einen Rückenkamm und haben ihn doch auch ausgestorbene Reptilien, wie *Stegosaurus*, bei dem er allerdings gewaltige Dimensionen annimmt. Ursprünglich mag er aus kleinen aufgerichteten Schuppen bestanden haben, die dem Tiere sicher einen Schutz gewährten.



Auch mag der Rückenkamm seinen Träger wohl noch heute in vielen Fällen vor dem Verschlungenwerden schützen. Und wenn er beim Männchen kräftiger entwickelt ist, so liegt das wohl überhaupt in der kräftigeren Gestalt des Männchens.

Völlig unklar bleibt die Bedeutung der Kehlsäcke. Sie werden bei Anolis (s. Fig. 217) Iguaniden und Agamiden durch Spreizen der verlängerten Zungenbeinkörper aufgerichtet und wohl aufgeblasen, wie die später zu besprechenden Kopflappen der Chamäleonen. Ob sie etwa bei den Kämpfen um die Weibchen als Schreckmittel dienen, da sie ja, wenigstens von *Agama sanguinolenta* (Gadow) und von Anolis, dabei besonders entfaltet werden (Krefft), oder etwa als Reizmittel auf die Weibchen, können wir um so weniger feststellen, als wir ja eben ihren Einfluß auf das andere Tier nicht ergründen können.

Dasselbe gilt von der bunten Farbe. Viele Autoren sehen ja darin etwas, das auf die Weibchen erregend wirkt. Die Ansicht mag das Richtige treffen, sie mag aber auch falsch sein, beweisen wird sie sich nicht lassen, ebensowenig wie die andere, die darin nur ein Zeichen des Kraftüberflusses sehen will. Wir müssen also in diesem Fall auf eine Erklärung verzichten, wenn wir uns nicht auf gänzlich unbeweisbare Behauptungen einlassen, oder aber unser Nichtwissen durch eine scheinbare Erklärung verbergen wollen. Denn wenn die sexuellen Differenzen als Folge eines „Überschusses“ hingestellt werden, als Folge eines geringeren materiellen Aufwandes der Männchen bei der Fortpflanzung, so ist damit nichts gewonnen.

Wichtiger ist, daß die Weibchen meist das ursprüngliche Kleid tragen, dasjenige, das auch die Männchen in der Jugend haben, und sogar oft noch die ursprüngliche Längsstreifung bewahrt haben. Das fortgeschrittenere Blau, sekundäre Fleckenzeichnung oder Einfarbigkeit findet sich weit öfter bei den Männchen. Hieraus geht deutlich hervor, daß die Weibchen viel konservativer im Festhalten der Stammeigenschaften sind, die Männchen dagegen die phylogenetisch fortgeschrittenen Individuen darstellen. Es läßt sich aber mit Darwin annehmen, daß diese neuen Eigenschaften vom Männchen allmählich auf das Weibchen übertragen werden und so wieder eine Gleichheit erzielt wird. So mag es sich erklären, daß bei *Ceratophora aspera* erst das Männchen allein gehört ist, bei *Ceratophora tennenti* aber schon beide Geschlechter Hörner haben und daß die Rückenkämme, wie oben erwähnt, bei den Männchen größer sind als bei den Weibchen.

Die obige Aufzählung der sekundären Geschlechtsunterschiede erhebt

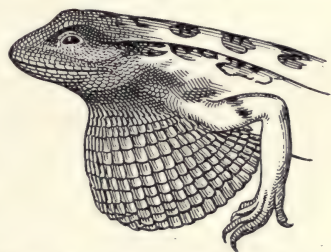


Fig. 217. *Sitana minor* ♂ mit aus-  
gespannter Kehltasche.  
(Nach Günther aus Darwin.)

keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Es sei für weitere Angaben auf Darwin und Werner verwiesen.

In diesem Abschnitt sind wohl auch die bei verschiedenen Reptilien vorkommenden Drüsen zu erwähnen, die einen eigenartigen Moschusgeruch ausströmen. Diese „Inguinaldrüsen“ liegen bei den Schildkröten dort, wo die Flügel des Bauchschildes an die Rückenwand des Leibes befestigt sind. Sie finden sich zwar bei einer großen Anzahl namentlich wasserbewohnender Schildkröten, wie *Trionyx*, *Chelodina*, *Dermochelys*, strömen aber nur selten den durchdringenden Geruch aus, wie bei *Cinosternum odoratum* oder *Clemmys leprosa*, bei welch letzteren der Geruch mehr an Fische gemahnt. Auch die Matamataschildkröte soll einen starken unangenehmen Geruch besitzen. Ähnliche Moschusdrüsen finden sich an den Lippen der Krokodile. Ihre Bedeutung besteht wohl darin, das gegenseitige Auffinden der Geschlechter zu erleichtern, zumal sie sich in beiden Geschlechtern finden.

Einen ähnlichen Zweck hat wohl auch das Pfeifen unserer Sumpfschildkröten, wenn auch bei ihnen der Zusammenhang mit dem Geschlechtsleben angezweifelt wird. Aber von den großen Landschildkröten der Galapagosinseln berichtet Darwin ausdrücklich, daß das Männchen während der Paarungszeit, und zwar dieses allein, niemals das Weibchen, und nie außerhalb dieser Zeit ein heiseres Brüllen hören lasse, wonach man geneigt wäre, zwischen dieser Lautäußerung und der Brunst einen Zusammenhang anzunehmen. Dem steht allerdings die Ansicht der Eingesessenen gegenüber, welche die Tiere für taub halten, eine Ansicht, die Darwin als richtig anzusehen geneigt scheint. Daß bei Geckos, die ja ihren Namen ihrem Rufe verdanken, und bei den Alligatoren die Stimme zum Erkennen, wohl besonders während der Brunstzeit, dient, kann nicht zweifelhaft sein. „Tatsache ist, daß Alligatoren auf ihren Ruf, nachgeahmt durch eine menschliche Stimme, sofort antworten, wie ich bei einer nächtlichen Kahnfahrt auf dem Igarapé Pinto zur Genüge erfahren konnte. Das Gebrüll der Alligatoren in der Brunstzeit gleicht dem eines erschreckten Kalbes, untermischt mit dem Grunzen eines wütenden Stiers“ (Hagmann, 1902).

Vielleicht gehören auch die Zirporgane hierher, die sich bei einigen Reptilien finden. Bei den Schildkröten *Cinosternum* bestehen sie aus je einer gerieften Platte am Ober- und Unterschenkel (s. Fig. 218), und bei dem Wüstengecko *Teratoscincus scincus* aus großen, quer verlaufenden Platten auf der Oberseite des Schwanzes. Durch Aneinanderreiben dieser Platten erzeugen beide Geschlechter nachts, vor ihren Löchern sitzend, ein schrilles Zirpen. Vielleicht um Heupferde anzulocken, meint Gadow. Wenn diese Ansicht richtig ist, würden die Zirporgane dem Nahrungserwerb dienen und hätten später Platz zu finden.

Dasselbe gilt von der Klapper der Klapperschlange. In ihr wollte man eine Schreckeinrichtung sehen. Aber die von Darwin mitgeteilten



Beobachtungen *Angheys* zeigen doch zu deutlich, daß wir es mit einer Einrichtung zu tun haben, die den Zweck hat, die Geschlechter zusammenzubringen, zumal die Schweine sich ja durch das Rasseln nicht abhalten lassen, die Klapperschlange zu fressen. *Anghey* beobachtete nämlich zweimal, wie eine ungestörte, ruhig liegende Klapperschlange eine halbe Stunde lang rasselte, bis eine andere herbeikam, worauf sie sich paarten.

Über die Entstehung und Anatomie der Rassel (s. Fig. 219) sind wir durch *West's*, besonders aber *Czermak's* Untersuchungen genau unterrichtet. Danach sind die letzten Wirbel zu einem Endkörper verschmolzen, der von einer hornigen, von der Oberhaut gebildeten Kuppe überzogen ist. Bei der Häutung nun entsteht ein neuer Hornknopf, der durch seine Form fest, aber beweglich mit dem alten verbunden bleibt, so daß



Fig. 218. Hinterbein von *Cynosternum odoratum* mit Zirporgan. (Nach *Werner*.)

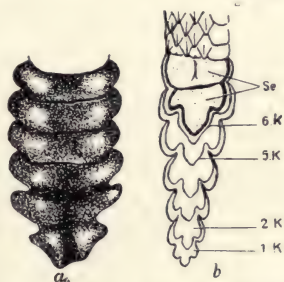


Fig. 219. Klapper der Klapperschlange (*Crotalus*). (Nach *Werner*.)  
*a* einer erwachsenen; *b* einer jüngeren durchscheinend;  
*Se* Schwanzende; *1K* ältestes; *6K* jüngstes Klapperglied.

bis zwölf solcher Knöpfe vereinigt bleiben können. Durch rasches Hin- und Herschwingen des Gebildes wird ein rasselndes Geräusch hervorgebracht.

Übrigens haben auch einige andere Schlangen, die keine Klapper haben, die Gewohnheit, die Schwänze so hin und her zu schwingen. Sie können, indem sie damit gegen Pflanzen schlagen, auch ein Geräusch hervorbringen, wie *Darwin* bei *Trigonocephalus* beobachtete.

Anderweitige Liebesspiele bei den Reptilien sind selten und kaum angedeutet. Die Eidechsen beißen die Weibchen, um sie willfährig zu machen, in verschiedene Teile des Körpers. Etwas Ähnliches haben *Escherich* und *Kathariner* bei kleinasiatischen Landschildkröten beobachtet. Von *Testudo marginata* berichtet *Gadow*: „Zur Paarungszeit stoßen die Männchen einen pfeifenden Ton aus, laufen um die Weibchen, beißen in ihren Kopf und stoßen mit ihrer Schale gegen die des Weibchens, bis dieses genügend erregt ist, selbst die Männchen mit dem Hinterfuß auf sich heraufzuheben.“ Bei *Testudo elegans* hat *Hutton* ähnliche Ringkämpfe zwischen beiden Geschlechtern beobachtet, so daß wir sie wohl als allgemein für die Testudiniden ansehen können. Und bei Seeschildkröten kommt schließlich sogar etwas vor, das an die Liebesspiele der Amphibien oder Vögel erinnert.

Daß bei den kräftigen und wehrhaften Tieren um die Weibchen lebhaft Kämpfe geführt werden, die bei Echsen zum Verlust des Schwanzes oder gar bis zum Tode eines der Kämpfenden führen, braucht kaum erwähnt zu werden. Ein längeres Zusammenhalten der Paare findet dagegen selten statt, kommt aber auch vor. Unter den Schildkröten habe ich nur für *Testudo polyphemus* die Angabe gefunden, daß sie paarweise in ihren Höhlen leben. Von *Liolepis belli* berichtet Gadow, daß sie paarweise in ihren Höhlen wohnen und streng monogam seien. Bei *Lacerta pater* sollen nach Werner beide Geschlechter wenigstens in der Paarungszeit (Mitte April bis Mitte Mai), wie bei *Lacerta viridis*, gemeinsam leben. Dasselbe nimmt Lehrs von den *Lacerta ocellata* an und berichtet Swinhoe von einer chinesischen Art.

**Brutpflege.** Bei diesem geringen Zusammenhalt der Geschlechter ist auch die Brutpflege gering entwickelt. Über die Eiablage hinaus geht sie nur bei einigen der höchststehenden. Die meisten Reptilien legen Eier, bei den Schildkröten und Krokodilen ist dies ausschließlich der Fall. Sämtliche Schildkröten, auch die Meerschildkröten, graben am Lande Löcher in den Boden, und zwar mit den Hinterfüßen oder, wie dies bei unserer Sumpfschildkröte beobachtet ist, mit dem straff angezogenen Schwanz. In diese Gruben werden die Eier sorgfältig hineingelegt, mit der ausgeschaukelten Erdmasse bedeckt und dann, um jede Spur zu verwischen, das Ganze mit dem Panzer festgestampft. Es herrscht bei dem Vorgang, von dem wir sehr genaue Beschreibungen besitzen von Miram, Hochstetter (*Emys europaea*), Schomburgk, Humboldt, Bates (*Podocnemis expansa*), Prinz Maximilian Wied-Neuwied (*Chelonia mydas*, *Caretta caretta*) u. a. m., bei den Schildkröten eine ungeheure Einförmigkeit.

Schon bei den Krokodilen finden wir eine größere Mannigfaltigkeit. Während das Nilkrokodil für seine gegen Feuchtigkeit sehr empfindlichen Eier ein Loch im trockenen Sande gräbt und sie da hinein ablegt, legen die amerikanischen Formen ein richtiges Nest an, und zwar immer im Feuchten. Wir sind darüber durch eine Anzahl ausgezeichneten Nachrichten von Wied, Reese, Hagmann u. a. gut unterrichtet. Ein solches Nest besteht aus einer Lage Pflanzen, die im Feuchten lagern und auf denen die Eier abgelegt sind. Darüber sind dann wieder das Ganze zudeckende Pflanzenreste gehäuft<sup>1)</sup>. Durch die faulenden Stoffe entsteht nun im Inneren des Nestes eine erhöhte Temperatur, die so hoch ist, daß das Nest dampft, wenn es aufgedeckt wird. Und diese brütet die Eier aus<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Kleine Abweichungen mögen den detaillierten Beschreibungen von Hagmann und Reese entnommen werden. So soll z. B. *Alligator mississippiensis* die Pflanzen zum Nestbau abbeißen, Caiman aber trockene Reste mit dem Schwanz auf einen Haufen zusammenschieben.

<sup>2)</sup> Vgl. eine ähnliche Nestanlage bei den Wallnistern s. dort.



Nach den schönen Beobachtungen von V ö l t z k o w auf Madagaskar nun kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Mutter des dortigen Krokodils das Nest bewacht, bis die Eier zum Ausschlüpfen reif sind. Dies geben die jungen Krokodile in der Eischale durch einen an Schluckauf gemahnen Ton zu erkennen, so daß ihnen die Mutter beim Ausschlüpfen durch Wegräumen des Sandes behilflich ist. Dann scheint die Alte die Jungen sogar bis zum Wasser zu führen; ob sie dort noch länger mit ihnen zusammenbleibt, darüber liegen noch keine Beobachtungen vor.

In ähnlicher Weise scheint sich nach H a g m a n n s Mitteilungen *Caiman sclerops* zu verhalten. Auch scheint er sein Nest zu verteidigen.

Das letztere leugnet R e e s e von dem nordamerikanischen Alligator. Er meint, daß das Nest in der Nähe des Wohnplatzes der Mutter angelegt sei und daß diese nach allem schnappe, was in ihre Nähe komme und dadurch sei denn auch das Nest genügend geschützt. Wenn sich diese Ansicht in bezug auf Alligator mississippiensis beweisen ließe, so wäre das ein hübscher Beitrag zur Phylogenie der Brutgewohnheiten. Übrigens geben auch E m i n P a s c h a und S t u h l m a n n für innerafrikanische Krokodile an, daß diese ihr Nest nicht bewachen.

Noch einen Schritt weiter gehen dann gewisse Riesenschlangen. Bei ihnen rollen die Weibchen die Eier nach Ablage zusammen und legen sich derart über diesen Haufen, daß die einzelnen Ringe ein flaches Gewölbe bilden. Darin herrscht dann eine erhöhte Körpertemperatur, die in einem Falle 8—10° R. über der Außentemperatur stand, so daß auf diese Weise die Eier richtig ausgebrütet werden. Tatsächlich beobachtet ist ein derartiges Bebrüten erst bei zwei Arten, nämlich *Python reticulatus* und *Python sebae*. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß dasselbe noch bei anderen der Fall ist. Steht es doch auch fest, daß manche Nattern (*Pityophis melanoleucus*) ihr Gelege vergraben und bewachen (W e r n e r).

Sonst ist es bei den Squamata üblich, sich nicht weiter um die abgelegten Eier zu kümmern. Diese werden teils in Felsspalten oder Baumritzen versteckt, teils in die Erde eingegraben, gelegentlich sogar in Termitennester eingemauert, was H a g m a n n für *Gonatodes humeralis* und *Tupinambis nigropunctatus* berichtet. Während aber ersterer einen verlassenen Gang des Termitennestes zur Ablage der Eier aussucht, legt sie der letztere gerade im bewohnten Teile ab. So finden denn die Jungen gleich beim Ausschlüpfen das nötige Futter.

Nur bei den Krokodilen scheint sich die Mutter auch nach dem Ausschlüpfen noch um die Jungen zu kümmern. Voeltzkow vermutet es beim Nilkrokodil. Direkt beobachtet hat Schomburgh bei *Caiman* noch eine weitreichende Fürsorge für die Jungen, die bis zu deren Verteidigung geht.

Wohl die Mehrzahl der Squamata ist ovipar, aber eine Anzahl behält

doch die Eier so lange bei sich, daß die Jungen gleich bei der Ablage die Eihäute sprengen (ovovipar), oder es geschieht schon im mütterlichen Leib (vivipar). In den beiden letzten Fällen scheint es sich immer um Tiere zu handeln, die unter extremen Verhältnissen leben, so daß es sich hierbei um eine Schutzeinrichtung handelt. So sind z. B. alle Seeschlangen lebendiggebärend, auch waren es die Ichthyosaurier, wie die in ihrem Leibe gefundenen Embryonen beweisen, aber auch die meisten Wüstenbewohner. Und unter den Lacertiden ist die einzige feuchtigkeitsliebende *Lacerta vivipara* ovovipar. Der Zweck ist übrigens wohl immer leicht einzusehen, denn auch die Blindschleiche ist ovovipar.

Bei all diesen Formen werden jedoch noch Eischalen angelegt, nur ist die Zeit, wenn sie gesprengt werden, sehr verfrüht; aber es gibt doch einige, bei denen keine Eischalen mehr zur Entwicklung kommen und die Embryonen direkt durch den mütterlichen Körper ernährt werden; dies geschieht bei *Trachysaurus* und *Tiliqua* durch den Dottersack, bei *Chalcides* aber ähnlich wie bei den Säugetieren durch die Allantois, die embryonale Harnblase.

## 2. Zusammenleben.

Bei diesen Gewohnheiten der Reptilien, die es kaum zu einem länger-dauernden Zusammenbleiben der Geschlechter oder der Mutter mit den Kindern kommen lassen, ist es natürlich ganz erklärlich, daß von sozialen Erscheinungen kaum die Rede sein kann. Ist doch gerade unter der Gruppe, wo noch am ehesten paarweises Zusammenleben beobachtet werden kann, nämlich bei den Halsbandeichsen, ein väterlicher Kannibalismus am ausgesprochensten. Übrigens kommt er auch sonst vor und hat sich auch, wie *B r a n c a* zeigte, schon in der Vorwelt bei Ichthyosauriern gefunden.

Wir begegnen also bei Reptilien nur der untersten Stufe des Gesellschaftslebens, die *F r e u n d*<sup>1)</sup> als „unorganisierte Gesellschaften“ bezeichnete und bei der durch irgendwelche äußere Momente größere Ansammlungen vereinigt werden.

Es ist ja einem jeden Besucher Italiens bekannte Tatsache, in welchen Mengen sich die Mauereidechsen an günstig gelegenen Plätzen finden. Bei dem Austrocknen der Sümpfe ziehen sich die Alligatoren nach den tiefsten Stellen zurück, wo sie dann oft zu unglaublichen Mengen vereint, „wie aufgeschichtet zusammengedrängt“ liegen. Und es ist merkwürdig, daß bei diesen sonst so gefräßigen Raubtieren, nach *H a g m a n n s* Erfahrungen, kein Kannibalismus vorkommt. Weder Junge noch Verwundete werden gefressen, ja sogar die beiden Arten *Caiman niger* und *Caiman sclerops*

<sup>1)</sup> *F r e u n d*, L., Die sozialen Erscheinungen im Tierreich. In: *Lotcs* 1910, Bd. 58, Heft 3—5.



leben friedlich zusammen. Und nur dadurch, daß die Brunstzeiten beider Arten etwa vier Monate auseinanderliegen, ist einer Kreuzung vorgebeugt.

In ähnlicher Weise sammeln sich gewisse Schildkröten zur Eiablage an bestimmten Plätzen in großen Massen. Bates berichtet uns, wie Podocnemis aus allen Teichen und Lachen im Juli und August, ehe die Flüsse austrocknen, sich im Amazonasstrom sammelt und in zahllosen Scharen zu ihren Laichplätzen kommt. Nach Humboldts Mitteilungen sammeln sich die Schildkröten des Orinokogebietes schon im Januar zu größeren Schwärmen. Diese zerstreuten Schwärme vereinigen sich anfangs März zu großen Haufen und schwimmen nun zu den wenigen Inseln, die ihre Laichplätze bilden. Wenige Tage vor dem Legen erscheinen dort viele Tausende von ihnen, recken die Häse in die Höhe und halten Umschau, ob ihnen keine Gefahr drohe. Nach der Eiablage verstreuen sich die Tiere wieder über das Land, so daß hier eine Art regelmäßiger Wanderung stattfindet, ebenso wie bei den Seeschildkröten, die auch zu den Laichzeiten in riesigen Mengen regelmäßig jedes Jahr ihre bestimmten Laichplätze aufsuchen.

In großer Anzahl findet man oft auch, abweichend von anderen Giftschlangen, die Seeschlangen zusammen in Gesellschaften, die manchmal weithin das Meer zu erfüllen scheinen. Was jedoch die Ursache dieser Ansammlungen ist, habe ich aus den Berichten nicht feststellen können. Auch das etwas längere Zusammenbleiben der Jungen, wie es Brehm von einzelnen Arten anführt, ist wohl kaum als höhere Form des Gesellschaftslebens anzusehen. Nur bei den Kaimans scheint insofern eine etwas höhere Stufe erreicht zu werden (vielleicht auch bei anderen Krokodilen?), als bei ihnen, nach Schomburgk, die Weibchen längere Zeit mit den Jungen zusammenbleiben und diese mit größter Wut verteidigen.

Nachdem wir so die Beziehungen zu den eigenen Artgenossen besprochen haben, wollen wir die zur übrigen Lebewelt kennen lernen. Diese sind, wenn sie überhaupt bestehen, durchgehends feindlicher Natur, sei es, daß uns die Reptilien als Vertilger, sei es, daß sie uns als Beutetiere begegnen. Daß aber doch gelegentlich ein Zusammenleben mit anderen Tieren stattfinden kann, zeigt die Brückenechse (vgl. S. 234). Ebenso hat kürzlich Kammerer<sup>1)</sup> eine friedliche Gemeinschaft zwischen einer Form der *Lacerta serpa* und Möwen auf Kamik, einer dalmatinischen Insel, festgestellt.

<sup>1)</sup> Kammerer, Eine Skoglienfahrt. Zoologischer Beobachter 1910, S. 328/329.

## B. Verschiedener Art.

### 1. Nahrung.

Was die Nahrung anbetrifft, so sind die Reptilien eigentlich Raubtiere, die ausschließlich lebende Tiere fressen. Nur von *Cistudo* wird angegeben, daß sie gelegentlich auch an Aas gehe (Krefft). Selbst die Pflanzenfresser unter ihnen verschmähen animalische Nahrung nicht ganz. Alle Krokodile und Schlangen sind durchaus Fleischfresser, und wo etwa mal Pflanzenteile im Magen einer Schlange gefunden wurden, sind sie wohl mit dem Beutetiere dahin gelangt. Bei den Schildkröten kann man im allgemeinen sagen, daß die landbewohnenden Formen Pflanzenfresser, die



Fig. 220. Chamäleon eine Fliege fangend.

Wasserbewohner Fleischfresser sind. Aber manche Testudiniden nehmen gern Fleisch, während *Geoemyda spinosa*, *Kachuga tectum*, *Chrysemys concinna*, *Chrysemys picta* vorwiegend Pflanzenfresser sind. Eigenartig ist die Gewohnheit von *Chelone mydas*, ihre Nahrungspflanzen zu großen Ballen zusammenzurollen und diesen Nahrungsvorräten nachzuschwimmen. Von den Echsen finden sich die meisten Pflanzenfresser noch unter den Agamiden und Iguaniden, obwohl auch diese daneben animalische Kost nicht verschmähen. Nur die beiden Bewohner der Galapagosinseln scheinen ausschließlich von Pflanzen zu leben. Und zwar nährt sich die Meerechse allein von Meeralgen. Entsprechend dieser besonders cellulosereichen Nahrung hat der Darm der Pflanzenfresser noch zu ihrer Bewältigung einige besondere Anpassungen erworben (Lönnberg). Über die Anpassung des Darmes an Pflanzennahrung wurde schon S. 254 gesprochen.



Von besonderen Anpassungen an die Nahrung sei hier zunächst die Zunge der Chamäleonen erwähnt, die von fliegenden Insekten leben und daher, ähnlich wie wir dies schon bei Spelerpes unter den Amphibien sahen, eine vorstreckbare Zunge besitzen. Sie kann mit unglaublicher Schnelligkeit etwa 15 cm vorgeschleudert werden (s. Fig. 220) und in dieser Entfernung ein Beutetier auftupfen. Da sie nämlich mit einer klebrigen Masse überzogen ist, so klebt das zu erbeutende Insekt bei der Berührung an ihr fest, zumal die Zunge mit großer Kraft vorgeschleudert wird. Erzeugt doch der Aufschlag der Zunge eines Chamäleons auf eine Fensterscheibe, wenn es von dort eine Fliege wegnimmt, einen ziemlich heftigen Knall.

Die Kenntnis der Anatomie dieses Organs verdanken wir namentlich Brücke. Nach dessen Untersuchungen ist das Zungenbein des Chamäleons nach vorn in einen langen, konischen Zapfen verlängert. Darauf steckt im Zustande der Ruhe die Zunge, wie eine Mütze auf einem Stock (s. Fig. 221). Ihr hinterer Teil bildet eine lange, in der Ruhe vielfach gefaltete Scheide darum, in deren Wand der Musculus hypoglossus liegt. Mit Hilfe eines Schleimbeutels ist diese röhrenförmige Scheide auf dem Zungenbein verschiebbar. Wird nun durch den Musculus geniohydeus und mylohyoideus das Zungenbein schnell nach vorn gezogen, so wird die Zunge fortgeschleudert und zieht die Scheide



Fig. 221. Zunge von Chamäleon in Ruhe. (Nach Hoffmann.)  
 a Polster; b zusammengefaltete Scheide für den M. hypoglossus; a Zungenbeinkörper.

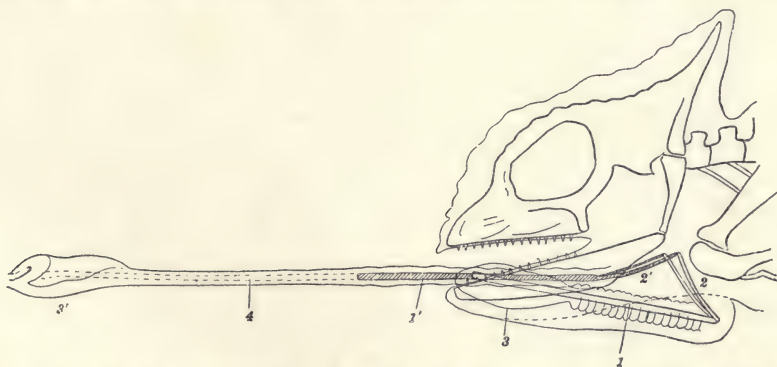


Fig. 222. Schema des Vorschnellens der Zunge beim Chamäleon. Das Zungenbein mit seinem Körper 1, den Hörnern 2 geht in die schraffierte Lage 1', 2' über, dabei wird der Kolben 3 nach 3' vorgeschleudert und reißt die in der Ruhelage gefaltete Scheide mit, die im Innern den Hohlraum 4 zeigt. (Nach Hesse-Doflein.)

nach sich (s. Fig. 222). Durch Kontraktion des in letzterer liegenden Musculus hyoglossus wird sie dann, mit Beute beladen, ebenso schnell wieder eingezogen. Dabei sind, wie Brücke zeigte, alle Teile, welche die Bewegung der Zunge verursachen, so gebaut, daß durch deren Zusammenwirken die denkbar größte Geschwindigkeit erreicht wird. Durch

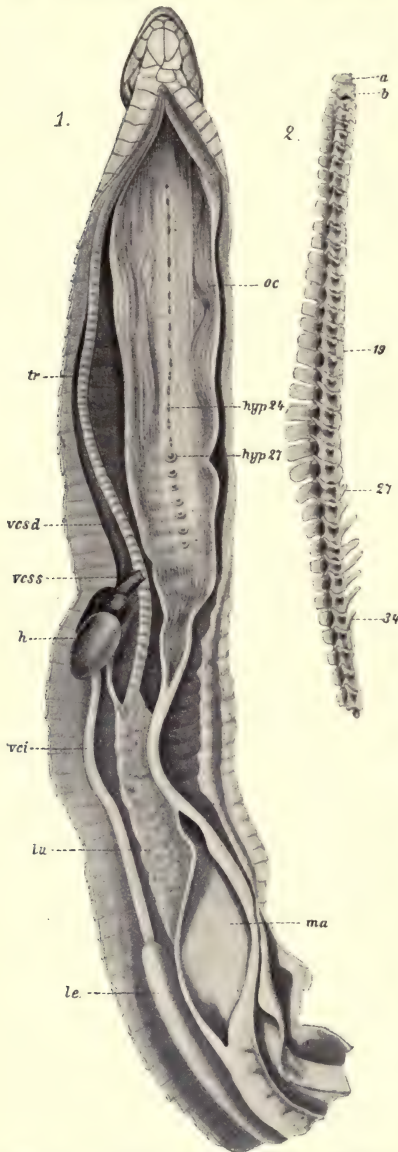


Fig. 223. 1. *Dasypeltis scabra* bei eröffneter Leibeshöhle. (Nach Kathariner.)  
 oc Schlund mit den Hypapophysen (hyp.);  
 ma Magen; tr Trachea; lu Lunge; le Leber;  
 h Herz; vcsd Vena cava superior sinistra;  
 vci Vena cava inferior.

Fig. 223. 2. Vorderer Teil der Wirbelsäule von *Dasypeltis scabra*. (Nach Kathariner.)  
 a Atlas; b Epistropheus; 19–34 = 19.–34.  
 Wirbel, die des 26–27 dienen zum Zerknicken des Eies.

Muskeldruck werden gleichzeitig beim Vorschleudern die den Klebstoff absondernden Schleimhautzellen ausgepreßt. Eine vorn die Zunge polsterartig bedeckende Muskelmasse, Pulvinar, dient dazu, dem Vorderende der Zunge beim Stoß eine gewisse Festigkeit zu verleihen.

Eine andere Anpassung an die Nahrung findet sich bei den eierfressenden Schlangen, *Elachistodon* und *Dasypeltis scabra* (s. Fig. 223), der Eierschlange. Bei ihnen ist das Gebiß rudimentär geworden. Zum Zermahlen der Eier dienen die stark verlängerten unteren Fortsätze der vordersten Wirbel, welche die Speiseröhre durchbohren und in dieselbe hineinragen. Das aufgenommene Ei wird nun ganz verschluckt und erst in der Speiseröhre mit diesen recht eigenartigen „Zähnen“ zermalmt.

Durch lange Hypophysen, auf denen sogar noch ein besonderes, gelenkig mit ihnen verbundenes, zahnartiges Endstück saß, zeichnen sich auch die ersten Halswirbel der Pythonomorphen (s. Fig. 224) aus. Der Zweck ist wohl ähnlich wie bei den Eierschlangen, nur mögen hartschalige Wassertiere mit ihrer Hilfe zermalmt worden sein.

Weitere Anpassungen an die Nahrung, die sich an den Kieferwänden und besonders dem Gebiß finden, sollen später bei den Waffen im Zusammenhang besprochen werden, um eine einheitliche Darstellung dieser Organe zu erzielen.

Wir können aber diesen Abschnitt nicht verlassen, ohne auf Werners bemerkenswerte Überlegung einzugehen, daß gerade unter den Pflanzenfressern

die Riesenformen so zahlreich sind. Es gibt ja natürlich auch von dieser Regel Ausnahmen, wie die Krokodile, Riesenschlangen, Podo-



cnemis, Varaniden, aber die größten Formen, die die Reptilien überhaupt hervorgebracht haben, waren Pflanzenfresser. Dasselbe gilt auch, um dies gleich hinzuzufügen, für die Säugetiere. Werner ist also wohl im Recht, wenn er das Auftreten von Riesenformen gerade mit der Mühelosigkeit des Nahrungserwerbes in Verbindung bringt und zwischen den Riesen unter den Reptilien und Säugern eine Parallele findet. Auch die Langsamkeit und Schwerfälligkeit in den Bewegungen und die Wehrlosigkeit ist bei beide Male dieselbe und hat oft zur Ausrottung geführt.

Die Zähne dienen jedenfalls in erster Linie dem Nahrungserwerb. Ihre Verwendung als Waffe ist wohl erst sekundärer Natur. Daß aber Organe, die beim Überwältigen der Beute und dem damit verbundenen

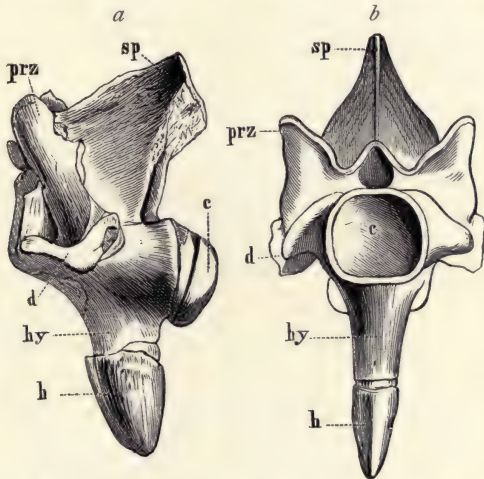


Fig. 224. Halswirbel von *Clidastes stenops* Cope. (Nach Zittel.)

*a* von der Seite; *b* von vorn; *c* Centrum; *sp* Dornfortsatz; *d* Querfortsatz; *prz* Präzygapophyse; *hy* Hypapophyse; *h* zapfenartiges Endstück derselben.

Kampf schließlich auch zur eigenen Verteidigung verwendet werden, kann nicht wundernehmen. So sollen sie hier im Zusammenhang besprochen werden.

Im einfachsten Fall sind sie glatte kegelförmige Gebilde. Schon in dieser einfachsten Form können sie bei entsprechender Größe ganz furchtbare Waffen werden, wie das Gebiß der Krokodile zeigt. Bei den langschnauzigen Formen, wie *Gavialis* und *Tomistoma*, die im Schlamm nach kleinen Fischen gründeln, mögen sie noch als Seihapparat dienen, zumal sie hier größtenteils außerhalb der Lippen liegen. Ähnliche Bedeutung hatten wohl auch die großen einzelstehenden vorderen Zähne von *Nothosaurus*, die bartenartigen von *Diplodocus* und anderer ausgestorbener Formen.

Noch besser als Greiforgane dienen natürlich die hakenartig rückwärts gebogenen Zähne der Schlangen, die allerdings leicht den Nachteil haben können, daß das Tier eine einmal gefaßte Beute nicht wieder loslassen

kann. Mit Hilfe solcher Zähne schieben sich die ungiftigen Schlangen, wie unsere Ringelnatter, gewissermaßen über die Beute hin, indem bald die eine, bald die andere Kieferhälfte vorgreift.

Da die Ringelnatter kein Mittel hat, ihre Beute vorher zu töten, muß sie sie lebend fressen. Dies bringt natürlich die Gefahr mit sich, daß ein einmal ergriffenes Tier wieder entschlüpfen kann, und verlangt eine ziemliche



Fig. 225. Schnitt durch das die Zähne umhüllende Schleimhautpolster der Kreuzotter. (Nach Kathariner.)

1 funktionierender Zahn; 2, 3, 4 Ersatzzähne; zl Zahnleiste.

Kraftanstrengung bei dem ohnehin schon schwierigen Schlingakt. Deshalb sind andere Schlangen dazu übergegangen, die Beutetiere vor dem Fressen zu töten. Gewöhnlich geschieht das bei den ungiftigen Schlangen durch Umschlingungen, wie bei den Riesenschlangen und unserer einheimischen Äskulapsschlange.

Die Giftschlangen dagegen töten ihre Beute durch Gift, das sie ihr beim Zubeißen in die Wunde bringen. Dies geschieht durch besonders lange Zähne des Oberkiefers, die einen entweder vorn offenen (Furchenzahn)



oder rings geschlossenen Giftkanal (Röhrenzahn) haben, in den die Ausführungsgänge der Giftdrüsen münden. Die Giftdrüsen sind als modifizierte Speicheldrüsen aufzufassen. Hinter jedem funktionierenden Giftzahn stehen in wechselnder Anzahl sogenannte Ersatzzähne (s. Fig. 225) die nach Verlust des Giftzahnes an dessen Stelle treten.

Nach dem Fehlen oder Vorhandensein der Giftzähne hat man die Colubriden eingeteilt in Aglypha (ohne Giftzähne), Opistoglypha (die hinteren Maxillarzähne sind die Giftzähne), Proteroglypha (der erste Maxillarzahn ist giftig). Die gefährlichsten sind die letzten. Noch furchtbarer ist der Apparat bei den Viperen entwickelt. Er ist so konstruiert, daß durch das Öffnen des Maules der sonst zurückliegende Zahn aufgerichtet

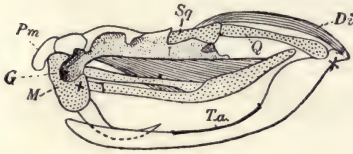


Fig. 226.

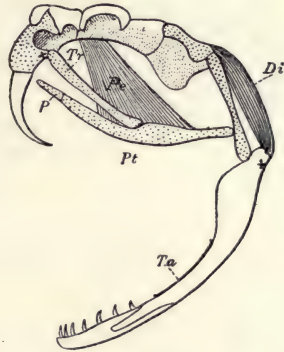


Fig. 227.

Fig. 226 und 227. Beißmechanismus der Klapperschlange. Geschlossenes (Fig. 226), zum Biß geöffnetes Maul. Durch Kontraktion des Digastricus (*Di*) wird das Maul geöffnet, während durch gleichzeitige Kontraktion des Spheno-ptyergoid-Muskels (*Pe*) das Pterygoid (*Pt*) vorgezogen wird. Hierdurch drückt das Transversum (*Tr*) gegen die Maxille (*M*), dreht diese und richtet so den Giftzahn auf. *G*=Grube der Grubenottern; *P*=Palatinum; *Pm*=Prämaxille; *Q*=Quadratum; *Sq*=Squarnosum; *Ta*=Ansatzstelle des Schläfenmuskels, durch dessen Kontraktion das Maul geschlossen wird; *X*=Ansatzstelle eines Muskels und Ligaments, welche die Maxille wieder zurückziehen.

wird (s. Fig. 226 u. 227, vergl. Fig. 146 S. 284), indem dabei durch das Quadratum das Pterygoid und Transversum nach vorn gestoßen und so die Maxille senkrecht gestellt wird. Gleichzeitig wird das Gift aus der Giftdrüse herausgepreßt. Der Mechanismus ist zwar nach den schönen Untersuchungen von Hager bei den einzelnen Arten etwas verschieden, doch läßt sich im allgemeinen sagen, daß der Anfang der Entleerung die Kontraktion der Beißmuskulatur ist, das Zusammenwirken von Masseter und Jochband. Letzteres ist ein Bindegewebsstrang, der am Mandibulargelenk entspringt, an die Oberkieferdrüse herantritt und kurz vor Erreichung der Giftdrüse sich in zwei Stränge spaltet. Der eine inseriert an eine Faszie, welche die Giftdrüse mit der Haut verbindet, der andere verbindet sich mit dem lockeren Bindegewebe, welches die Wand der Giftdrüse umgibt, und inseriert an der Verbindungsstelle von Transversum und Maxillare. Diese Lagerung macht es klar, daß bei aglyphen und seleno-

glyphen Schlangen das Gift auch ohne wesentliche Mitwirkung des Masseters nur durch die Kieferbewegung aus der Drüse gepreßt wird.

Das Gift, dessen Zusammensetzung und Wirkung bei den einzelnen Arten verschieden ist, wird durch den Biß tief in das subkutane Bindegewebe eingeführt und wirkt zersetzend auf das Blut.

Natürlich dient es in gleicher Weise zum Töten der Beute wie zur Verteidigung. Ja, einige Schlangen begnügen sich dabei nicht bloß mit dem Beißen, sondern spucken direkt nach dem Gegner, woher ja die *Naja nigri-*

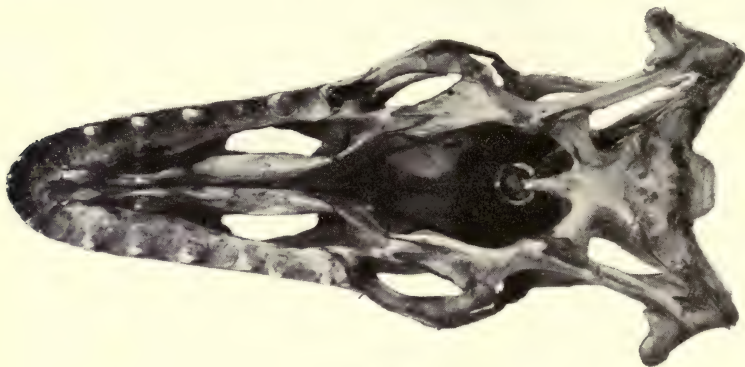


Fig. 228.

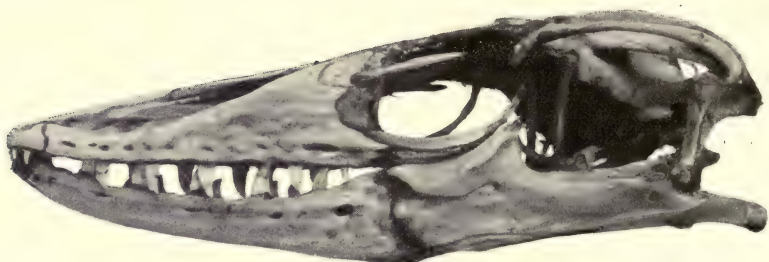


Fig. 229.

Fig. 228 und 229 Schädel von *Varanus salvator*. Fig. 229 Seitenansicht. Fig. 228 Ansicht von der Gaumenseite. (Nach Lönnberg.)

collis von den Buren ihren Namen „Speischlange“ erhielt. Ähnliches wird auch von *Dipsadomorphus dendrophilus* berichtet (Kreff).

Die Wirkung des Schlangengiftes ist verschieden, wie es sich überhaupt nicht um eine einzige Giftsorte bei den verschiedenen Arten zu handeln scheint. Es kann sich hier natürlich nur um eine allgemeine Übersicht über die recht unterschiedlichen Wirkungen des Bisses der verschiedenen Schlangen handeln. K o b e r t nimmt, nach T a s c h e n b e r g, eine dreifache Wirkung an: eine örtliche, die eine ödematische Entzündung verursacht, eine Wirkung auf das Blut, die in herabgesetzter Gerinnbarkeit, Verkleben der roten Blutkörperchen und deren schließlich Auflösung besteht, und schließ-



lich eine Wirkung auf die Nerven, welche besonders die Vasomotoren und das Atemcentrum lähmt und das Herz zum Stillstand bringt.

Unter den anderen Reptilien kennen wir nur noch ein einziges giftiges, nämlich unter den Eidechsen, das ist *Heloderma*. Bei ihm sind sämtliche Zähne, und zwar auf der Vorder- und Rückseite, mit Furchen versehen. Aber nur an die Unterkieferzähne treten die Ausführungsgänge der Gift-

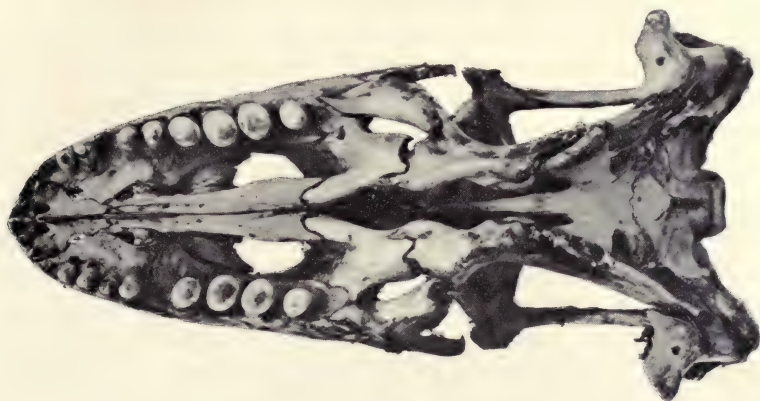


Fig. 230.



Fig. 231.

Fig. 230 und 231 Schädel von *Varanus niloticus* aus Kamerun. Fig. 231 Seitenansicht. Figur 230 Ansicht von der Gaumenseite. (Nach Lönnberg.)

drüsen, welche den sonst bei den Eidechsen schwach entwickelten Unterkieferspeicheldrüsen entsprechen. Dementsprechend soll sich *Heloderma* auch beim Beißen auf den Rücken werfen.

Auch *Lanthanotus borneensis* hat gefurchte Zähne, doch ist von seiner Giftigkeit noch nichts gehört.

Wir finden hier schon insofern eine Differenzierung des Gebisses, als ein oder einige Zähne eine besondere Ausbildung für spezielle Zwecke bekommen haben. Diese Differenzierung, die auf verschiedenartigen Gebrauch der

einzelnen Zähne hindeutet, war bei gewissen ausgestorbenen Reptilien eine sehr ausgeprägte. Bei verschiedenen Theromorphen, z. B. *Cynognathus*, können wir sogar, wie beim heterodonten Säugergebiß, Schneide-, Eck- und Backzähne unterscheiden. Nicht so stark ausgebildet, aber angedeutet, finden wir eine derartige Heterodontie auch noch bei den heutigen Eidechsen; freilich sind meistens auch hier die Backzähne wie die Schneidezähne noch ausgesprochene kegelförmige Fangzähne, wie bei den typischen *Varanus salvator* (s. Fig. 228—229). Aber bei einem *Varanus niloticus* aus Kamerun (s. Fig. 230—231) besitzen sie eine abgeflachte Krone. Und L ö n n b e r g konnte nachweisen, daß dies daher kommt, weil sich die Tiere von großen, hartschaligen Landschnecken ernähren und diese Zähne zum Zermalmen der Schalen brauchen. Bei diesem Tier geht die Anpassung an die Nahrung noch viel weiter. Der ganze Gesichtsteil, besonders aber die Kiefer, sind zum Zermalmen der festen *Achatinaschalen* außerordentlich kräftig geworden. Ferner ist der Unterkiefer gebogen mit konkaver Seite nach oben, so daß die hinteren Zähne von den oberen getrennt sind. Das hat denselben Zweck, wie die Einrichtungen bei unseren Nußknackern, welche die beiden Zweige des Nußknackers nicht direkt aufeinander treffen läßt. Es wird so ein vollständiges Zermalmen der Beute und Vermischen der Weichteile mit Schalensplittern vermieden. Denn nach L ö n n b e r g s Magenuntersuchungen scheinen die Varane die Weichtiere, wenigstens oberflächlich, von der Schale zu reinigen. Die ganze Einrichtung erinnert an den von ähnlicher Nahrung lebenden Klaffschnabel (vgl. dort). Bei dem in Rede stehenden Varan dienen, wie es scheint, die vorderen schwächeren und spitzeren Zähne, überhaupt der vordere Teil der Schnauze, zum Festhalten der Beute, der hintere, dem Kieferwinkel näher gelegene mit stärkeren, breiteren Zähnen zum Zerknacken. So steht die Form der Zähne im engsten Zusammenhang mit der Nahrung, eine Beziehung, die wir allerdings bei pflanzenfressenden Reptilien noch besser sehen können. So sind bei dem Körnerfresser *Uromastix* die Backzähne ausgesprochene Mahlzähne, und bei der blätterfressenden *Iguana* sind sie mit einer sägeartigen Schneide versehen, während die Schneidezähne ihre kegelförmige Gestalt beibehalten haben. So kommt es, daß wir gerade unter den pflanzenfressenden Reptilien Formen finden, deren Gebisse an Raub-säuger erinnern.

Übrigens finden wir bei den Schildkröten, die ihre scharfen, mit schneidenden Hornrändern überzogenen Lippen ebenfalls recht gut zur Verteidigung anzuwenden wissen, auch eine solche Anpassung, indem bei einer Form von *Trionyx sinensis*, die sich von Muscheln und Schnecken ernährt, breite Hornplatten, an Stelle der Schneiden, zum Zermalmen der Schalen dienen.



## 2. Waffen und Schutzeinrichtungen.

Umgekehrt wie die Zähne dienen die im folgenden zu besprechenden Einrichtungen wohl erst sekundär dem Nahrungserwerb. In erster Linie sind es Schutzeinrichtungen.

Denn auch die Reptilien haben zahlreiche Feinde, oft in ihren Reihen selbst, wofür die Eidechsenatter ein schönes Beispiel ist. Aber selbst die giftigsten von ihnen sind nicht vor dem Gefressenwerden geschützt. Ist es doch bekannt, daß bei uns der Igel ruhig Kreuzottern verzehrt, ohne Angst vor ihren Giftdrüsen zu zeigen. Namentlich die Schweine treten vielfach als Vertilger der Reptilien auf; sie scheinen gegen Schlangengift

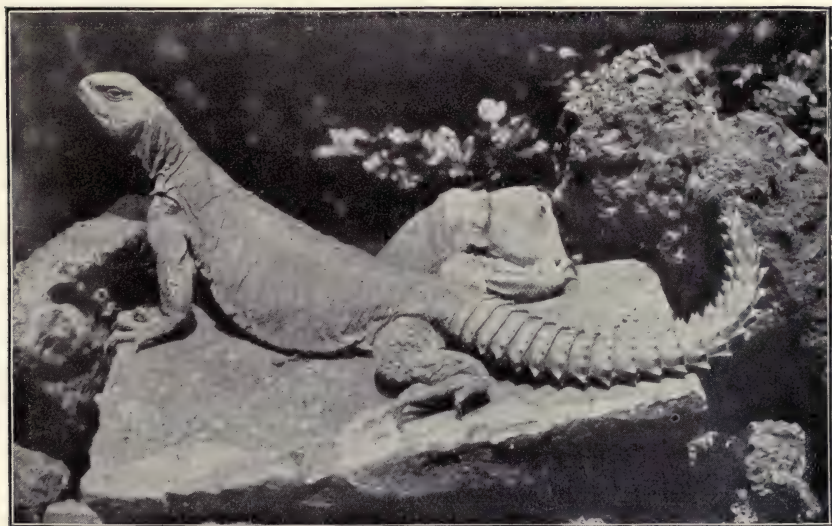


Fig. 232. *Uromastix spinipes* (Agamidae). (Nach Krefft.) Es ist wieder die Ähnlichkeit einer Agamidae mit einer Iguamide (Fig. 233) zu beachten.

besonders gefeit oder durch ihre Schwarte gegen die Bisse geschützt zu sein. Fressen sie doch in Amerika sogar die Klapperschlange, ohne Schaden zu nehmen. Dagegen ist es wohl in das Reich der Fabel zu verweisen, daß die Mungos mit besonderer Vorliebe den Giftschlangen zu Leibe gehen. Wenigstens haben sie in den Antillen, wohin man sie im Vertrauen auf diese Eigenschaft gegen *Lachesis lanceolatus* gebracht hat, diese nicht nur nicht vernichtet, sondern sich selbst zu einer argen Landplage für die Geflügelzüchter entwickelt. Und unter den Vögeln, die sehr viel Reptilienliebhaber enthalten, werden wir beim Sekretär noch besondere Schutzeinrichtungen gegen das Gebissenwerden kennen lernen.

Die Schildkröten, von denen namentlich die Schnapp- und Weichschildkröte recht schwere Bißwunden beibringen können, verstehen auch trefflich

von ihren starken Krallen Gebrauch zu machen, sowohl zur Verteidigung, als auch bei dem Zerreißen der Nahrung. Und auch die Varaniden und Tejiden haben neben ihrem Gebiß in ihren raubvogelartigen Krallen nicht zu unterschätzende Waffen.

Bei manchen Geckos sind die scharfen, gekrümmten Krallen katzenartig rückziehbar in Scheiden oder zwischen besondere Lamellen (s. Fig. 181). Daher hat z. B. *Aelurodactylus* (Katzenfinger) und *Aeluroscalabotes* (Katzensteiger) seinen Namen. Eine ähnliche Einrichtung hat auch die Scincidengattung *Rytella*.

Die Kaimans sollen, nach Schomburgk, mit dem Schwanz, dessen Spitze sie bis zum Rachen biegen können, alle innerhalb des so vom Körper



Fig. 233. *Tropidurus hispidus* (Iguamide) nach Kreff t.

des Tieres gebildeten Halbkreises befindlichen Beutetiere in den Rachen schleudern. Auch sonst mag bei den Krokodilen der Schwanz zum Töten der Beute dienen können. Der eigentümliche, am Ende seitlich zusammengedrückte Schwanz von *Acanthophis antarcticus*, der am Ende einen Hornnagel trägt, dient nach Gadow dazu, Beute anzulocken. Die ruhig liegende Schlange bewegt nämlich fortwährend die Schwanzspitze, wodurch sie die Aufmerksamkeit kleiner Tiere erregt. Sonst dient der Schwanz, wie übrigens auch bei den Krokodilen, vielfach der Verteidigung. So führen Varane und Tejus mit ihren peitschenartigen Schwänzen, mit denen sie recht geschickt zu zielen wissen, höchst schmerzhaft e Schläge aus. Die Wirkung solcher Schläge wird noch erhöht, wenn die Schwänze rings herum mit Wirteln scharfspitziger Stacheln bedeckt sind (Fig. 232—233), wofür es aus den verschiedensten Gattungen Beispiele gibt, wie *Uromastix*, *Zonurus*, *Varanus acanthurus*, *Lacerta echinata*, ferner Stachelleguane, wie *Urocentrum*, *Ctenosauria* und Stachelskinke, wie *Egernia depressa* u. a. m.



Die Abwehr des Feindes geschieht dabei entweder durch peitschenartiges Schlagen bei langen Schwänzen oder durch Hin- und Herschleudern kürzerer, wie z. B. bei *Uromastix*, der dabei die Kreuzgegend erhebt, um so die nötige freie Beweglichkeit für den Schwanz zu bekommen.

Wir sind somit zu den Waffen der Reptilien gekommen, die nur noch der Verteidigung, nicht außerdem noch dem Beuteerwerb dienen.

Wir hatten als solche schon das Spucken der Najiden kennen gelernt. Hierbei mag auch der merkwürdigen Eigenschaft von *Phrynosoma* gedacht werden, die aus dem Auge einen Blutstrahl spritzen können, wenn auch die eigentliche Bedeutung dieser eigentümlichen Erscheinung nicht klar ist. In ähnlicher Weise soll die Meerechse, *Oreocephalus cristatus*, wenn sie in Furcht gesetzt wird, einen Tropfen Flüssigkeit aus jedem Nasenloche

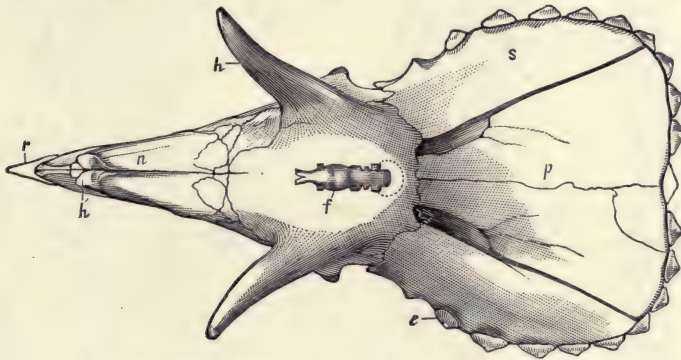


Fig. 234. *Triceratops flabellatus* Marsh. (Nach Zittel.)

n Nasenloch; s oberes Schläfenloch; p Parietale; s Squamosum; e Randknochen der Parietalia und Squamosa; h Stirnzapfen; h' Nasenzapfen; f Gehirn; r Rostrale.

spritzen. Ob das Ausscheiden oft stark stinkender Exkremente bei der Gefangennahme, wie sie von Ringelnatter, Blindschleiche, *Pseudopus* und anderen harmlosen Reptilien bekannt ist, ebenfalls als Schutzeinrichtung oder nur als ein Zeichen der Angst anzusehen ist, ist schwer zu entscheiden.

Daß vielen Reptilien ihr Panzer gegen Feinde Schutz gewährt, ist ohne weiteres klar; immer scheint aber ein solcher nicht zu genügen, auch der schon erwähnte einfache Rückenkamm reicht wohl nicht immer aus, sondern es kommen noch kräftige, oft von Knochen gestützte Stacheln dazu, wie bei *Phrynosoma* (s. F. 171 S. 309), das seinem ganz von Stacheln starrenden Körper den Speziesnamen *cornutum* verdankt. *Moloch* (s. Fig. 172 S. 310), die Nashornleguane und die gehörnten Chamäleonten (s. Fig. 213—215, S. 344 u. 345) (*Ch. montium*, *oweni*, *fischeri*, *johnstoni* u. a.) sind weitere Beispiele für derartige Stachelbildungen unter den jetzt lebenden Reptilien, die bei den ausgestorbenen Riesen noch viel gewaltigere Dimensionen annahmen (s. Fig. 234). „Einen höchst merkwürdigen Anblick“, schreibt Zittel, „mußten die mit knöchernen Platten oder dorn-

förmigen Stacheln bedeckten Stegosaurier gewährt haben. Bei einzelnen Gattungen (*Polacanthus*, *Scelidosaurus* usw.) bildete das Hautskelett einen schweren, zusammenhängenden Küras, bei anderen saßen die langen

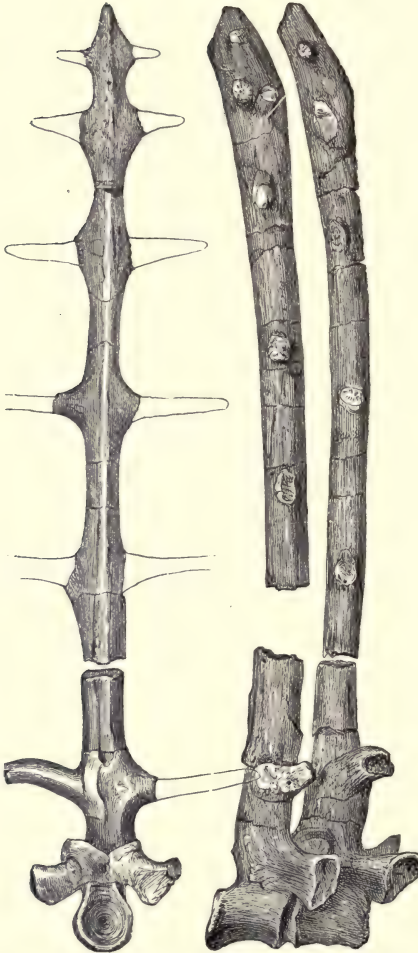


Fig. 235. Wirbel von *Naosaurus claviger* Cope.  
(Nach Zittel.)  
a von vorn; e von der Seite.

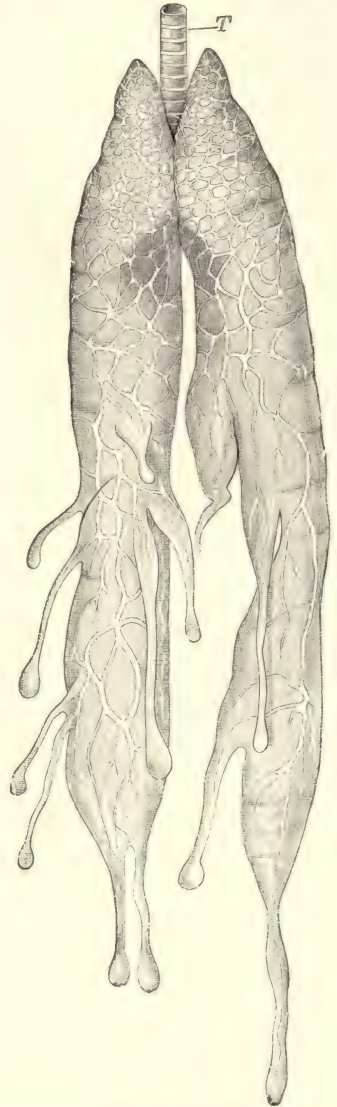


Fig. 236. Lungen von *Chamaeleon monachus*. (Nach Wiedersheim.)  
T Trachea.

Knochenstacheln in regelmäßiger Reihe im Fleisch. Einen auffallenden Schmuck boten auch die mächtigen knöchernen Stirn- und Nasenzapfen auf dem Schädel der *Ceratopsia*, die wahrscheinlich, wie bei den Wiederkäuern der Jetztzeit, mit Hornscheiden umgeben waren.“



Unter den letzteren besitzt *Triceratops* (s. Fig. 234) drei Hörner, zwei längere über den Augen und ein kürzeres über der Nase. Und so macht es, zumal ihm noch ein knöcherner krausenartiger Nackenpanzer zukam, seinem Namen als Schreckensaurier (Dinosaurier) alle Ehre.

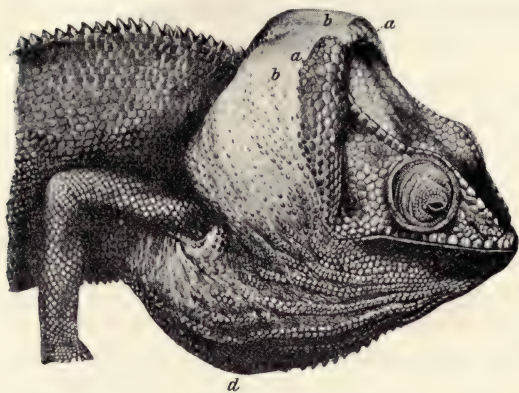


Fig. 237.

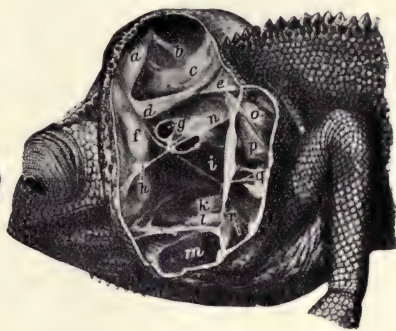


Fig. 238.

Fig. 237. Vorderkörper des Chamäleons mit aufgeblasenen Kopflappen. Fig. 238. Kopflappen geöffnet. (Nach Tornier.)

Stachelartige Schutzeinrichtungen mögen auch die gegabelten und stark verlängerten Dornfortsätze bei *Naosaurus* (s. Fig. 235) und *Dimetrodon* getragen haben.

Während diese Schutzmittel alle das gemeinsam haben, daß sie auch dem Feind gefährlich sind, sind die folgenden viel harmloser. Das harm-

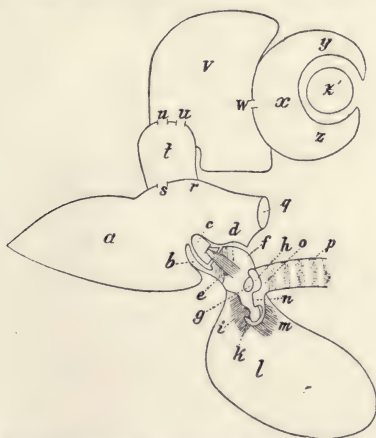


Fig. 239. Mund, Kehlkopf, Bruströhre (*p*) und Luftröhrensack (*e*) von *Chamaeleon gracilis*, um die Verbindung der Kopflappen zu zeigen (schematisiert). (Nach Tournier.)

loseste jedenfalls finden wir bei vielen Eidechsen, welche die Fähigkeit besitzen, den Schwanz abzuwerfen. Sie können ihn, wenn sie von einem Feind gepackt werden, einfach im Stich lassen und so wenigstens sich selbst retten. Es beruht diese Fähigkeit einmal auf der schon besprochenen Eigentüm-

lichkeit gewisser Schwanzwirbel (s. S. 238, Fig. 109), infolge deren jeder gewissermaßen aus zwei getrennten Teilen besteht; nur an dieser präformierten Stelle kann der Schwanz abbrechen, und dann auf der Kürze der



Fig. 240. Chamäleon in Wut.

Muskulatur, die nicht einheitlich durch den ganzen Schwanz zieht, sondern aus tubenartig in einander steckenden Kegeln besteht. Der Schwanz kann nach dem Abbrechen wieder regeneriert werden, doch enthält das Regenerat keine Präformationsstelle mehr, kann also nur dann abbrechen, wenn vor ihm noch präformierte Wirbel vorhanden sind. Reißt der Schwanz nur ein, ohne abzubrechen, so kann an der Wundstelle ein neuer Schwanz hervorsprossen. Auf diese Weise entstehen dann die doppel- und mehrschwänzigen Eidechsen.

Die Fähigkeit, den Schwanz abzuwerfen, ist nur auf *Sphenodon* und Eidechsen beschränkt. Und zwar findet sie sich unter den letzteren nur bei solchen, wo er nicht als Greif-, Verteidigungs- oder Sinnesorgan Verwendung findet. Übrigens gibt es alle Übergänge von leicht abbrechbaren über schwer abbrechbare (*Cyclura*, *Ctenosaura*) zu solchen, wo er nicht mehr abbricht.



Fig. 241. Brillenschlange in Abwehrstellung.

Die Chamäleons suchen sich zunächst den Blicken ihres Feindes zu entziehen, indem sie sich mit Hilfe ihrer verlängerten Abdominalrippen so dünn als möglich machen und sich gleichzeitig um den Zweig, auf dem sie sitzen,



herumdrehen, und so diesen zwischen sich und ihren Gegner bringen. Bei weiterer Beunruhigung blasen sie sich auf, und da bei ihnen die Lunge in eine Anzahl Blindsäcke (s. Fig. 236) ausgeht, so wird der ganze Körper aufgeblasen. Darin liegt schon ein Schutz, indem natürlich die Bisse des Feindes von der so aufgeblähten Körperwand abgleiten. Dazu kommt bei vielen noch eine Anzahl mächtiger Kopflappen (*Chamaeleon dilepis*), die, wie Tournier gezeigt hat, von den Atmungsorganen her aufgeblasen werden und den Tieren ein wahrhaft furchtbares Aussehen verleihen (Fig. 237—239), wozu sie als weiteres Schreckmittel noch ein lebhaftes Fauchen ertönen lassen. Und stellt sich das Tier dazu gar noch auf, so daß es auf den Hinterbeinen allein steht (Fig. 240), so ist dies ein Anblick, der geeignet sein mag, kleineren Tieren Entsetzen einzuflößen.



Fig. 242. *Chlamydosaurus kingi* aufgerichtet auf den Hinterbeinen laufend.  
(Nach Saville Kent.)

Die Aufblasbarkeit der Kopflappen wird von Werner und Krefft auf Grund von Beobachtungen an lebenden Exemplaren bezweifelt. Die Tiere sollen die Kopflappen mit Hilfe von Muskeln aufrichten, aber sie nicht aufblasen.

Wir finden somit bei den Chamäleons eine ganze Anzahl Schutz- und Schreckeinrichtungen vereinigt, die bei anderen Reptilien getrennt auftreten.

Eines der wirksamsten und daher recht verbreiteten Schreckmittel ist wohl das Anspringen des Gegners. So berichtet uns Brehm, wie der Wüstenvaran (*Varanus griseus*) Kamele, Pferde und Esel dadurch erschreckt und zum Durchgehen verleitet, daß er ihnen gegen die Brust springt. Auch die Schlangen erschrecken ihre Gegner häufig dadurch, daß sie sie anspringen. Und Schomburgk (Reisen) erzählt recht hübsch, wie sehr ihn eine unschädliche *Herpetodryas carinatus* dadurch erschreckte, daß sie ihm gegen die Achsel sprang.

Das Fauchen und Zischen vieler sonst harmloser Reptilien, um den

Feinden Furcht einzuflößen, ist bekannt, und kommt dazu die Fähigkeit, den Körper stark aufzublähen, wie bei der Eidechsennatter oder Puffotter, so mag sich wohl manches Raubtier dadurch erschrecken lassen.

Die Fähigkeit, durch Spreizen der Rippen den Körper wagrecht abzu-platten, besitzt eine große Anzahl Reptilien, wie Varaniden, Ottern und zahlreiche andere. Bei den Nattern erreicht aber diese Fähigkeit den höchsten Grad. Und zwar sind bei ihnen gerade im Gegensatz zu den Eidechsen die vorderen Rippen dazu befähigt. Ich nenne hier nur den Ringhals der Buren, *Sepedon haemachates*. Am bekanntesten ist die Eigenschaft

bei den Najiden, unter denen *Naja bungarus*, die größte Giftschlange, den Hals besonders stark ausbreiten kann. Und wenn sich so die Tiere aufrichten und dem Feind den zu einer Scheibe flach ausgebreiteten Hals entgegenhalten, so mag dieser ein trefflicher Schild sein, an dem die Zähne des Gegners resultatlos abgleiten. Kommt dazu noch eine absonderliche, etwa Augen oder ein Gesicht vortäuschende Zeichnung (siehe Fig. 241), wie bei der Brillenschlange, so sind wir leicht geneigt, darin ein Schreckmittel zu sehen. Aber es ist dabei zu bedenken, daß diese Zeichnung individuell sehr variiert, ja sogar überhaupt fehlen kann, ohne daß sich feststellen läßt, daß Exemplare ohne Zeichnung mehr unter ihren Gegnern zu leiden haben.



Fig. 243. *Chlamydosaurus kingi* in Verteidigungsstellung.  
(Nach Laville Kent.)

Ein ballonartiges Aufblähen des Halses, wie man es früher auch für die Brillenschlange annahm, kommt

bei zwei Baumschlangen, *Dispholidus typus* und *Thelotornis kirtlandi*, vor.

Das Aufrichten des Vorderkörpers ist eine beliebte Schreckeinrichtung verfolgter Reptilien. So stellt sich *Phrynocephalus mystaceus* hoch auf die Vorderfüße, schlägt heftig mit dem Schwanze hin und her, breitet die Hautfalten an der Seite des Maules aus und erwartet mit zum Biß geöffneten Maul ihren Gegner. Dieses Tier führt uns über zu *Chlamydosaurus kingi* (Fig. 242—243), bei dem alle diese Eigentümlichkeiten noch mehr entwickelt sind. Er erhebt sich auf seine Hinterbeine, wobei die Vorderbeine herabhängen, schlägt heftig mit dem Schweife, klappt mit Hilfe der



Zungenbeinhörner den mächtig entwickelten Kragen auseinander und zeigt dem Gegner mit geöffnetem Rachen sein achtungsgebietendes Gebiß. So bietet dieses große, kräftige, drei Fuß lange Tier wirklich einen furchtbaren Anblick. Die „Kragenechse“ ist übrigens auch imstande, kleinere Strecken, nur auf den Hinterbeinen laufend, in halb aufrechter Stellung zurückzulegen, ja sie soll dies verfolgt sogar immer tun. Diese Fähigkeit findet sich bei den jetzt lebenden Reptilien nur noch vereinzelt; außer für *Chlamydosaurus* ist sie nur noch bei wenigen bekannt, wie den Agamiden, *Physignathus lesueuri* und *Amphibolurus* (s. Fig. 244) und den Iguaniden *Basiliscus*, *Corythophanes* u. a. In der Vorwelt war



Fig. 244. *Amphibolurus barbatus*. (Nach Krefftt.)

sie mehr verbreitet, ja wir finden sogar eine Anzahl ausgestorbener Reptilien, die sich ständig nach Känguruhart auf ihren Hinterbeinen bewegten. Und zwar waren dies nicht etwa nur kleine Formen, wie die Campsognathiden, sondern auch gewaltige Raubtiere, wie der 6—7 m lange *Allosaurus* und der 10 m lange und 5 m hohe *Iguanodon bernissartensis* (s. Fig. 245), ein Pflanzenfresser. Alle diese Formen gehören zu der ausgestorbenen Ordnung der Dinosaurier und *Iguanodon* zur Unterordnung der Orthopoda. Die Orthopoda scheinen ursprünglich alle aufrecht gegangen zu sein. Und wo wir, wie bei den Stegosauriern und Ceratopsia, vierfüßigen Vertretern begegnen, zeigt doch ihr Skelett deutlich, daß sie von Bipedalläufern abstammen, wie Dollo nachgewiesen hat. Diese aufrechte Haltung macht natürlich auch bedeutende Veränderungen am

Skelett nötig. Der außerordentlich stark entwickelte Schwanz mit seinen auffallend kräftigen unteren Dornfortsätzen wurde ein Stützorgan, dessen Gewicht wohl als Gegengewicht gegen den Vorderkörper diente. An dieser Stützfunktion nahmen wahrscheinlich das außerordentlich verlängerte, nach hinten gerichtete Ischium und eine ihm parallel verlaufende Spange des Pubis teil, zumal wenn das Tier etwa in hockender Stellung auf den Hinterbeinen ruhte. Das ganze Becken bekam dadurch etwas Vogelähnliches, was noch dadurch erhöht wurde, daß sich mit ihm eine große Anzahl, fünf bis sechs, Sakralwirbel verbanden. Auch die Extremitäten sind sehr vogelähnlich; die Röhrenknochen sind nicht nur hohl, sondern schließen sich auch in der



Fig. 245. *Iguanodon bernissartensis* Boulyr. (Nach D'ollo aus Zittel.)

co = Coracoid.; is = Ischium; p = Pubis; pp = Postpubis; sc = Scapula;  
I.—V. 1.—5. Finger bzw. Zehen.

Gestalt der der Vögel an, so daß man die Iguanodonten und ihre Verwandten als „Vogelfüßige“, Ornithopoda, in einer Familie vereinigt hat.

Daß Tiere, die gegen ihre eigene Art so unverträglich sind, es gegen andere noch weit mehr sind, kann nicht wundernehmen. Doch gibt es einige Fälle, wo Reptilien friedlich mit oder neben anderen Tieren zu leben scheinen. Daß *Sphenodon* einige Vögel in seiner Wohnhöhle duldet, ist schon erwähnt worden, während das oft behauptete friedliche Zusammenleben von Klapperschlange, Präriehund und Prärieule in denselben Wohnhöhlen von G a d o w stark angezweifelt wird. Dagegen scheint die alte Geschichte, die uns Herodot berichtet, vom Zusammenleben des Nilkrokodils mit einem Vogel auf Wahrheit zu beruhen, indem nämlich *Pluvianus aegyptius* wirklich oft



auf den Krokodilen sitzend gesehen wird, und da diese Reptilien mit geöffnetem Maule ruhen, mögen die beweglichen Vögel auch wohl mal aus ihren Zähnen Nahrungsreste picken. Andererseits mögen die sehr wachsamten Vögel mit ihrem Warnungsruf beim Herannahen des Menschen noch die Krokodile warnen.

Daß bei *Chelydra serpentina* die Schale oft dicht mit Algen bewächst, so daß diese Tiere dann alten verfaulenden Baumstümpfen gleichen, mag an dieser Stelle als einziges Beispiel einer Symbiose mit dem Pflanzenreich angeführt werden.

### 3. Nutzen und Schaden.

Der ärgste Feind der Reptilien aber ist der Mensch. Es ist klar, daß eine so weitverzweigte und vielgestaltige Gruppe wie die Reptilien auch überall mit dem Haushalte des Menschen in Berührung kommt. Die kleinen, bei uns lebenden Formen sind zwar, soweit sie nicht giftig sind, völlig harmlos, ja sogar durch Vertilgen schädlicher Insekten eher nützlich, so daß sie im allgemeinen ziemlich unbehelligt gelassen werden, wo sie nicht blinder Aberglaube verfolgt. Aber gegen die Giftschlangen sowie die räuberischen Krokodile, die den Menschen selbst angreifen, ist überall der Krieg erklärt, und viele von ihnen sind schon stark zurückgedrängt. So ist in Ägypten das Nilkrokodil, in Nordamerika der Alligator fast ganz verschwunden. Interessanterweise konnte in Florida mit der Abnahme der Alligatoren eine Zunahme anderer Schädlinge festgestellt werden, wie der Mokassinschlange, und in Louisiana eine solche der Moschusratten, die auf den Feldern durch Graben großen Schaden anrichten. Solche Beobachtungen sind nicht häufig und werfen dann immer ein um so bedeutsameres Licht auf die Bedeutung eines Tieres im Haushalte der Natur.

Übrigens finden jetzt die Alligatorhäute Verwendung in der Technik, wodurch ihr Preis im Handel, zumal bei der rapiden Abnahme, sehr gestiegen ist, so daß es jetzt schon in Amerika besondere Alligatorfarmen gibt, die sich mit der Zucht dieser Tiere befassen, wodurch ihrer Ausrottung vorgebeugt ist. Weit schlimmer in dieser Beziehung steht es mit den Süßwasserschildkröten Südamerikas, deren Eier in großen Massen gesammelt und entweder gegessen oder zur Gewinnung eines Öls benutzt werden. Während früher beim Einern dieser Eier eine gewisse Ordnung herrschte, die einem völligen Ausrotten vorbeugte, ist heute diese Regelung leider verschwunden, und die Abnahme der Schildkröten macht sich schon in manchen Gegenden stark bemerkbar. Daß Schildkröten selbst gegessen werden, bedarf wohl kaum der Erwähnung. Bei uns ist es wohl meist *Chelonia mydas*, die auf die Tafel kommt, während in Nordamerika *Malaclemys centrata*, ein Bewohner der Salzsümpfe, besonders geschätzt ist. Und der Konsum

ist dort so stark, daß sie in besonderen Schildkrötenfarmen gezüchtet werden. Es sind diese beiden aber natürlich nicht alle Schildkröten, die gegessen werden. Ist dies doch der Grund zur Ausrottung der Riesenschildkröten gewesen.

Auch die Eier anderer Reptilien, wie Krokodile, Iguaniden, Tejiden, sind recht beliebte Leckerbissen. Die Tiere werden aber auch selbst gegessen und namentlich die Tejiden, wie z. B. Tupinambis, zumal sie auch als Nesträuber den Farmern sehr verhaßt sind, eifrig ihres wohlschmeckenden Fleisches wegen gejagt. Die Erinnerung an die Suppenschildkröte und das Schildpatt der *Celonia imbricata* mag diese kurze Betrachtung über die Reptilien im menschlichen Haushalt beschließen.

---



# VÖGEL.

Bearbeitet von Dr. Max HILZHEIMER in Stuttgart.

---





# I. Anatomischer Teil.

---

Die Vögel sind mit den Reptilien so nahe verwandt, daß sie mit ihnen häufig unter einem Namen (Sauropsiden) vereinigt werden. Die Abweichungen in der Organisation erklären sich aus der Erwerbung des Flugvermögens, stellen sich somit als Anpassungen an das Luftleben dar. Von diesem Standpunkt aus muß die folgende allgemeine anatomische Einleitung betrachtet werden, die nur eine Übersicht über die Punkte bringen soll, in denen sich die Vögel von den Reptilien unterscheiden.

## 1. Skelett (s. Fig. 247).

Schon eine oberflächliche Betrachtung des Vogelskeletts lehrt wichtige Anpassungserscheinungen erkennen. Wie bei fliegenden Reptilien (Pterodactylus) und Säugern ist alles auf äußerste Stabilität bei größter Leichtigkeit eingerichtet. Der Rumpf ist stark verkürzt, aber die Vorderextremität verlängert. Die Verbindung der Gürtel mit dem übrigen Skelett ist eine sehr innige. Die Leichtigkeit des Skelettes wird erreicht durch die Pneumazität der Knochen, welche hohl sind und Lufträume enthalten, die mit der Lunge in Verbindung stehen. Bei Vögeln, die mit bedeutender Größe gutes Flugvermögen verbinden, können alle Knochen, mit Ausnahme der Jochbeine und des Schulterblattes, pneumatisch sein (Albatros, Pelikan usw.). Umgekehrt sind bei den Laufvögeln, welche kein Flugvermögen besitzen, die Knochen mit Mark und schwammiger Knochenmasse (Spongiosa) erfüllt, welche sogar nach Zug- und Drucklinien geordnet sein kann (Extremitätenknochen des Strauß [s. Fig. 246], Schnabel des Schilbschnabels [s. Fig. 329] usw.).

Wirbelsäule und Brustkorb (s. Fig. 247). An der Wirbelsäule können wir nur vier Regionen unterscheiden: eine Hals-, eine Rücken-, eine Beckenregion und einen Schwanz.

Die Wirbel sind stets einheitlich. Die Wirbel der Vögel sind nie procoel, opistocoel nur im Rumpf der Pinguine, und bei den Ichthyornis der amerikanischen Kreide sind sie amphicoel. Sie sind, soweit sie überhaupt gelenkig verbunden sind, durch Sattelgelenke verbunden.

Die Halswirbelsäule zeichnet sich durch besondere Beweglichkeit aus, eine Eigenschaft, welche nötig wurde als Kompensation für die Unmöglichkeit, die Vorderextremität als Greiforgan zu benutzen. Das wußte schon Aristoteles, welcher schrieb: „Avibus quibus longa sunt crura, collum longum . . . natura enim, instrumenta ad officium, non officium ad instrumenta accommodat.“ Die Zahl der Halswirbel schwankt bei den einzelnen Arten zwischen 8 und 23 und kann sogar individuell etwas variieren. Die Halswirbel tragen wie bei den Reptilien kurze Rippen.

In der Rumpfgegend sind die Wirbel nur wenig, oft gar nicht beweglich.

Am Sakrum treten embryonal, wie bei den Reptilien, nur zwei Wirbel mit dem Becken in Verbindung. Im Verlaufe der Entwicklung verschmelzen aber immer mehr und mehr thorakale und kaudale Wirbel mit den Sakralwirbeln, so daß das Sakrum bis zu 23 Wirbel (Schwan) umfassen kann.

Es ist hierin eine Einrichtung zu sehen, die auf möglichste Starrheit des Vogelkörpers hinzielt, wie wir bei ihnen auch noch andere ähnliche Einrichtungen treffen. Auch bei Fledermäusen finden wir eine solche Starrheit angestrebt (vgl. S. 625/626). Nur bei den Kranichvögeln bleiben die Rückenwirbel getrennt. Eigentümlich ist die starke Erweiterung des Rückenmarkkanales in der Beckengegend und die Anschwellung des Rückenmarkes, welche B a r k o w von einer unteren Schädelhöhle sprechen ließ.

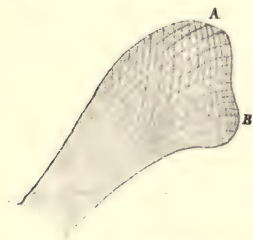


Fig. 246. Längsschnitt durch den Hirnmarkskopf des Straußes, um die Zug- und Drucklinien zu zeigen. (Nach Gadow.)

Der Schwanz ist immer stark reduziert. Er besteht aus wenigen freien Wirbeln und meist einer Endplatte, dem Urostyl. Ursprünglich werden aber mehr Wirbel beim Embryo angelegt, deren letzte eben zu jener Platte verschmelzen. Daß hier die Phylogenie mit der Ontogenie übereinstimmt, zeigt *Archaeopteryx lithographica*, jener interessante Vogel aus dem Schiefer von Solenhofen, der noch einen langen Eidechsen-schwanz besaß.

Die Endplatte kann bei Vögeln, wo sie lange Schwanzfedern zu tragen hat, wie beim Pfau, Argusfasan, oder wo, wie beim Specht, der Schwanz als Stütze dient, ganz gewaltige Dimensionen erreichen.

Die Brustwirbel tragen Rippen. Von jeder geht ein nach hinten gerichteter Fortsatz, der *Processus uncinatus*, aus wie bei vielen Reptilien und legt sich über die folgende. Solche Fortsätze fehlen allein den Palamedeiden. Der sternokostale Teil der Rippen, der den beiden vordersten fehlt, ist verknöchert und mit dem oberen Teil der Rippe sowohl als auch dem Brustbein gelenkig verbunden. Dorsaler und ventraler Teil der Rippen bilden einen spitzen, nach vorn offenen Winkel miteinander, der sich beim Einatmen vergrößert.



Dadurch wird das Brustbein von der Wirbelsäule entfernt (s. Fig. 248). Dies kann um so ausgiebiger geschehen, je spitzer der Winkel ist, also je weiter die Rippen nach hinten reichen. So sind sie denn auch bei den besten Fliegern, aber auch bei guten Tauchern besonders lang. Da bei

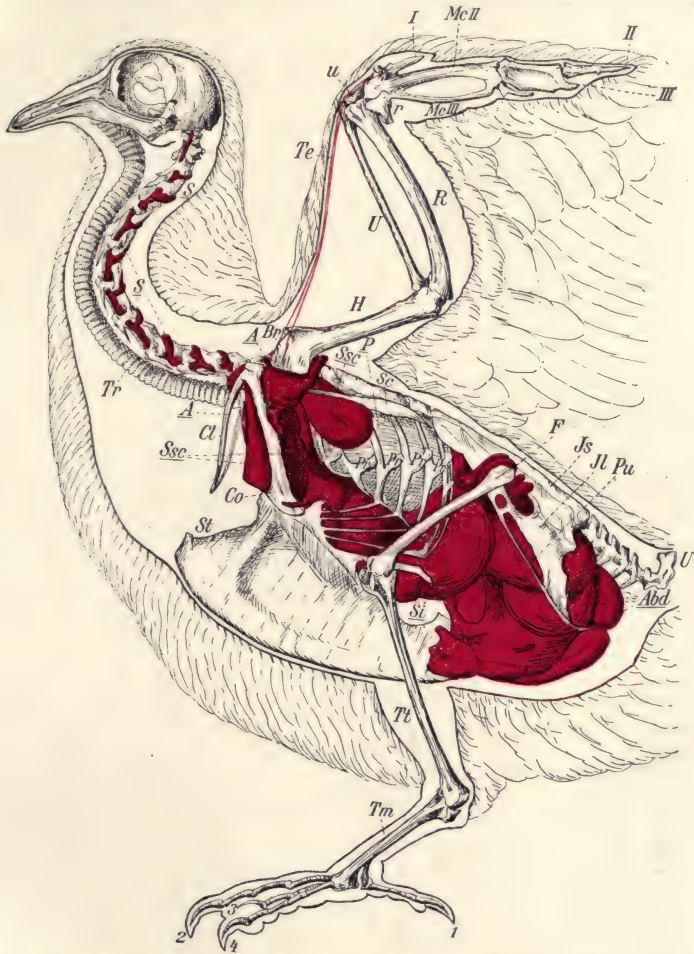


Fig. 247. Skelett und Luftsäcke der Taube. (Nach Bruno Müller, Skelett verändert.)

*H* Humerus; *U* Ulna; *R* Radius; *r* Radiale; *u* Ulnare; *Mc II* Metacarpale II; *Mc III* Metacarpale III; *I, II, III* Finger; *Cl* Clavicula; *Co* Coracoid; *Sc* Scapula; *St* Sternum; *Js* Ischium; *Il* Ileum; *Pu* Pubis; *U* Urostyl; *F* Femur; *Tt* Tibiotarsus; *Tm* Tarsometatarsus; *1-4* Zehen; *Pr* Processus uncinati; *Tr* Trachea; *Te* Tensor patagii; *Br* Brustmuskel; *A* axillare Luftsäcke; *Ssc* subscapulare Luftsäcke; *Abd* abdominale Luftsäcke; *Si* intermediäre Luftsäcke; *S* Luftsäcke des Halses; *P* Lunge.

ihnen der Brustraum durch das weit nach hinten reichende, dorsal konvexe Brustbein so schon sehr vergrößert ist, so wird hier ein ansehnlicher Platz zur Füllung der gut entwickelten Luftsäcke geschaffen.

Das Brustbein ist eine Platte, welche bei guten Fliegern (s. Fig. 247, 249, 250 und 252) einen Kiel zeigt (Carinaten), der bei Flugunfähigkeit stets fehlt

(Ratiten) (s. Fig. 251), aber auch einzelnen guten Fliegern fehlen kann. Diese Ausbildung eines Kiels finden wir auch sonst bei Tieren mit starker Brustmuskulatur zur Anheftung der Muskeln. So bei den Flugsauriern und Fledermäusen, aber auch beim grabenden Maulwurf. Ferner zeigt das Brustbein bei guten Fliegern Neigung zur Vergrößerung, um eine

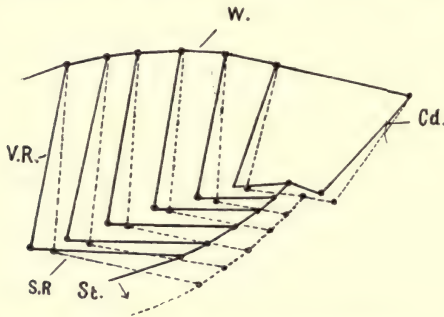


Fig. 248. Veränderungen des Brustkorbes bei Expiration ——— und bei Inspiration ..... (Nach Baer.)  
*Ca* Coracoid; *VR* Vertebralrippen; *SR* Sternalrippen; *St* Sternum;  
*W* Wirbelsäule.



Fig. 249. Brustbein von *Glaucidium glaucum*.  
 (Nach Gadow.)

größere Ansatzfläche für die Muskulatur zu bieten. Um aber doch die Leichtigkeit zu wahren, ist es dann entweder pneumatisch oder durchlöchert oder gelappt (s. Fig. 250). Da das Brustbein von zwei Zentren her verknöchert und jedes für sich eine Seite des später einheitlichen

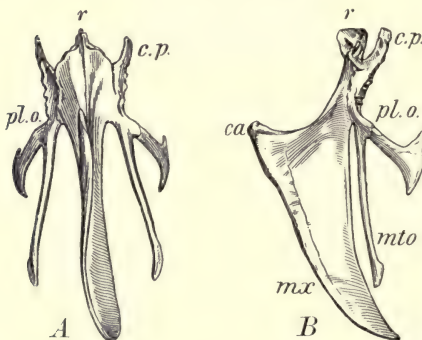


Fig. 250. Brustbein eines Huhnes. (Nach Huxley aus Marshall.)  
*A* vorn; *B* von der Seite; *r* Manubrium; *cp* Rippenfortsatz; *plo* vorderer Seitenteil; *mto* hinterer Seitenteil; *mx* Schwertfortsatz; *ca* Kiel.



Fig. 251. Brustbein mit Schulterblatt (*Sc*) von *Struthio camelus*.  
 (Nach Gadow.)

Kieles bildet, so erklärt es sich, wie bei Kranichen und Schwänen Teile der Luftröhre in das Brustbein hineingelangen können (s. Fig. 252).

Wesentlich zur Starrheit des Vogelskeletts trägt die außerordentlich feste Verbindung der Gliedmaßengürtel bei.

Extremitätengürtel und Extremitäten (s. Fig. 247). Zwar ist



am Schultergürtel der Episternalapparat rückgebildet. Meist ist er ligamentös und nur unvollkommen verknöchert. Dafür stoßen aber die Claviculae beider Seiten zusammen und bilden einen einheitlichen Knochen, die Furcula. Sie ist bestimmt, den vom Oberarm beim Fliegen ausgehenden Druck aufzunehmen. Ist sie gebrochen, so kann der Vogel nicht mehr fliegen. Sie ist also bei allen guten Fliegern kräftig entwickelt, kann aber Straußen und kletternden Vögeln, wie einigen Papageien, z. B. *Platycercus*, ganz fehlen. Das Schulterblatt ist ein langer, säbelartiger Knochen, der den Rippen aufliegt, wie bei Flugsauriern und Fledermäusen (s. Fig. 190). Die Verbindung mit dem Brustbein ist durch das kräftige, säulenförmige Coracoid eine sehr innige. Bei den Kolibris sind beide durch ein Kugelgelenk verbunden, dessen Kopf zum Brustbein, dessen Pfanne zum Rabenbein gehört. Dies steht im Zu-

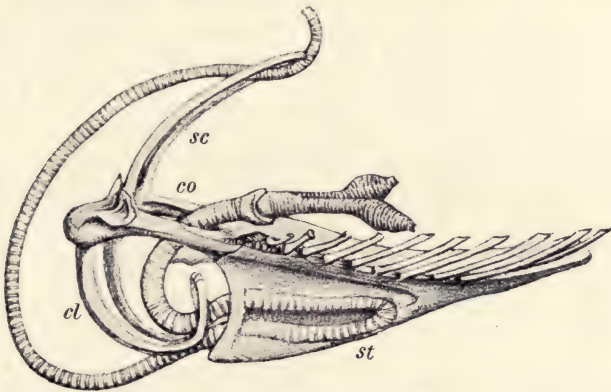


Fig. 252. Schultergürtel mit Brustbein und Trachea von *Cygnus musicus*. (Nach Gadow.)  
 sc Scapula; co Coracoid; cl Clavicula; st Sternum, geöffnet um die Windung der Trachea darin zu zeigen.

sammenhang mit dem außerordentlich schnellen Flug dieser Tiere. Es kann so der Leibesraum beim Atmen bedeutend und rasch erweitert und verengert werden.

Der Beckengürtel ist dadurch ausgezeichnet, daß sich Scham- und Sitzbein nicht in einer medianen Symphyse mit denen der anderen Seite vereinigen. Nur die Strauße besitzen eine Schambeinsymphyse. Sonst verlaufen diese Knochen parallel dem Darm nach rückwärts. Die Darmbeine überdecken von oben und hinten die letzten vier Brustwirbel, die Lendenwirbel und Kreuzbeinwirbel und tragen so nicht wenig zur Starrheit der Wirbelsäule und zur sicheren Befestigung der hinteren Extremität bei.

Wir kommen nun zur freien vorderen Extremität (vgl. Fig. 247). So verschieden sie auch äußerlich von der aller anderen Landwirbeltiere zu sein scheint, so lehrt doch eine genaue anatomisch-embryologische Untersuchung, daß sie osteologisch genau wie diese zusammengesetzt ist. Sie weist ebenso

drei Hauptabschnitte auf, einen Oberarm, der von einem Knochen, dem Oberarmknochen, gestützt wird. Der Unterarm enthält zwei Knochenelemente, Radius und Ulna. Die Elle trägt auf ihrer Rückseite häufig kleine Knochenknötchen, die Ansatzstelle für die Armschwungfedern. Darauf folgt die Hand, die mannigfachen Umbildungen unterworfen war. Von der Handwurzel sind nur Ulnare und Radiale erhalten geblieben, alle anderen Knochen sind reduziert, obwohl embryonal noch fünf oder wenigstens vier angelegt werden.

Die distale Reihe verschmilzt mit den Metacarpalia, und diese selbst, wovon vier angelegt werden, verschmelzen wieder untereinander. Dabei fließt Metacarpale V so vollständig mit Metacarpale IV zusammen, daß die Hand tatsächlich nur dreifingerig erscheint. Ferner verschmelzen diese drei Metacarpalia an ihrem hinteren Ende, während am vorderen nur II und III verschmolzen sind, mit Ausnahme des Hoazin (vgl. S. 412). Archäopteryx besaß noch vier Finger, die wohlausgebildete hakenartige Nägel trugen. Mit ihrer Hilfe hakte er sich wohl wie die Fledermäuse fest. Gelegentlich tragen die Finger auch noch Nägel als ererbte Reste von den Reptilien her, denen aber kaum eine weitere Bedeutung zukommt. (Eine Zusammenstellung in B r o n n, Bd. IV, Abteilung „Vögel“, S. 504.)

Der wichtigste Unterschied der vorderen Extremität der Vögel gegenüber der der Reptilien besteht darin, daß sie in ihrer Beweglichkeit beschränkt ist. Ihre einzelnen Teile können nur in horizontaler Richtung, etwa wie die Teile eines Taschenmessers, gegeneinander bewegt werden, erlauben aber keine Bewegung in vertikaler Richtung. Die Steifheit des Flügels hat in der Form der Knochen und Gelenke ihren Grund. Der Flügel selbst als Ganzes wird dann im Schultergelenk in vertikaler Richtung bewegt. Wichtig ist auch, daß die einzelnen Abschnitte niemals ganz gerade gestreckt werden können, etwa so, daß Oberarm, Unterarm und Hand eine gerade Linie bilden. Bekanntlich ist ja, da sich der Oberarm nach hinten dicht an den Brustkasten legt, der Unterarm nach vorn und die Hand wieder nach hinten gerichtet ist, die Gestalt des Vogelflügels etwa: Z. Nun befindet sich zwischen Ober- und Unterarm eine elastische Haut, das Patagium, deren freier, noch durch ein elastisches Band, Tensor patagii longus, verstärkter Rand stets erheblich kürzer ist als die Summe der Armknochen, so daß diese nie vollständig gestreckt werden können. Die Hand selbst dagegen kann infolge der Anordnung der Armmuskeln nur so weit abduziert werden, als der elastische Tensor die Innenseite anzieht. Sie wird aber durch die Art, wie der Tensor über den Kopf der Elle hinwegläuft und sich an die Handwurzel anheftet, bei Abduzierung des Unterarms mechanisch ausgestreckt. Ihre Längsachse kann dadurch wohl in die Verlängerung dieses Tensors, aber niemals in die des Unterarms fallen: so bleibt bei aus-



gestrecktem Flügel stets ein inniger Zusammenhang der durch die Federn hergestellten Fläche gewahrt. (Vgl. a. S. 413, Fig. 280.)

Sehr interessant ist der schon von Bergmann und Leuckart beschriebene Mechanismus bei der Streckung des Armes. Das Oberarmbein hat am distalen Ende zwei Gelenkköpfe, von denen einer zur Verbindung mit der Elle, der andere mit der Speiche dient. Infolge einer eigentümlichen Krümmung des letzteren wird bei einer Biegung die Speiche ein wenig an der Elle entlang nach vorn verschoben, sie wird dadurch gegen die Innen-seite der Hand gepreßt und diese durch den Druck nach hinten umgelegt, ihre Ruhelage. Bei Streckung des Armes geschieht natürlich das Gegenteil, wodurch noch die Wirkung des elastischen Bandes, des Patagiums, erhöht wird.

An der freien hinteren Extremität sind die Knochen und deren gegenseitige Längenverhältnisse je nach der Lebensweise sehr verschieden. Die für die allgemeine Betrachtung wichtigsten Veränderungen gehen im Tarsus vor. Wir hatten schon bei Reptilien eine Verlagerung des Sprunggelenkes mitten in den Tarsus hinein gefunden, indem bei der Bewegung die proximale Reihe dem Unterschenkel, die distale dem Metatarsus folgte. Bei den Vögeln geht diese Ausbildung noch weiter, indem es zu einer festen Verwachsung kommt, und zwar der proximalen Reihe mit der Tibia, daher der Name Tibiotarsus, und der distalen Reihe mit den zu einem einheitlichen Knochen verschmolzenen drei Metatarsalknochen, welche nun als Tarsometatarsus, auch Laufknochen bezeichnet werden.

Sehen wir uns also nun die freie Hinterextremität eines Vogels an, so finden wir, daß sie, abgesehen von den Zehen, aus drei Knochen besteht, die folgenden Reptilienknochen entsprechen: 1. Der oberste Abschnitt ist der Oberschenkel. 2. Der zweite Abschnitt ist, da das Wadenbein rudimentär wird und zum Teil mit dem Schienbein verschmilzt, gleich: Wadenbein + Schienbein + proximale Reihe der Tarsalia. 3. Der dritte Abschnitt ist gleich: distale Reihe der Tarsalia + den verwachsenen Metatarsalia.

Embryonal werden alle diese Teile noch getrennt angelegt, und am Laufknochen lassen die getrennten Köpfe für die Zehen zeitlebens die Verwachsung erkennen. Die Zahl der Zehen schwankt von vier bis zwei (Strauß) und ebenso ihre Richtung, je nach der Lebensweise. Das Auftreten von fünf Zehen (z. B. Dorkinghühner) ist wohl stets eine Abnormität.

Diese Verwachsungen im Beine haben wohl ihre Ursachen in der Verlängerung der einzelnen Abschnitte. Diese macht eine Vereinfachung nötig, welche z. B. im Fuß statt einer gelenkigen Verbindung zwischen einer größeren Anzahl von Knochen nur eine solche



Fig. 253. Fußskelett von *Aptenodytes patagonica*. (Nach Gadow.)

zwischen zwei Knochen erzielte. Hierdurch ist natürlich die Gefahr von Zerrungen und Zerreißen von Bändern ganz wesentlich vermindert. Es liegt also eine Parallelerscheinung zur Fußentwicklung der Einhufer vor, wo

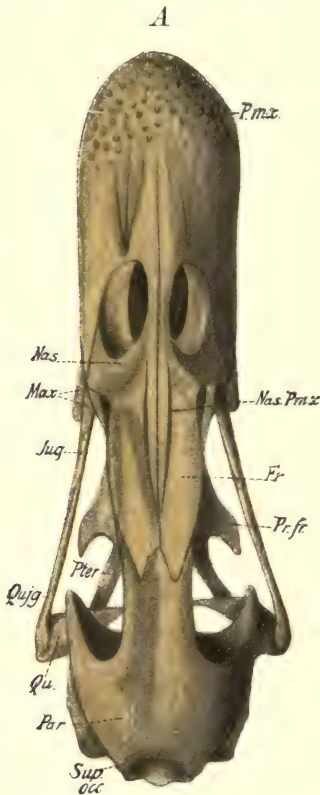
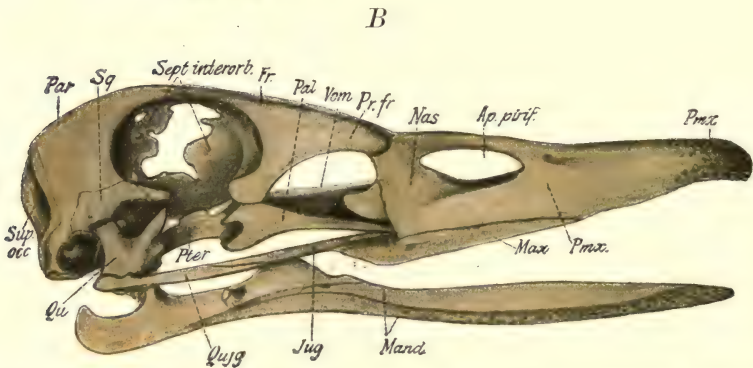


Fig. 254.

Kopfskelett der Hausente.  
A von oben, B von der Seite.  
(Nach Wiedersheim.)

*Pmx.* Prämaxille mit nasalen Fortsätzen (*Nas. Pmx*); *Fr.* Frontale; *Pr. fr.* Praefrontale; *Nas.* Nasale; *Max.* Maxillare; *Jug.* Jugale; *Quig.* Quadratojugale; *Qu.* Quadratum; *Par.* Parietale; *Sup. occ.* Supraoccipitale; *Ap. pirif.* Apertura piriformis (Nasenöffnung); *Vom.* Vomer; *Pal.* Palatinum; *Sept. interorb.* Septum interorbitale; *Sq.* Squamosum; *Pter.* Pterygoid; *Mand.* Mandibula.



ebenfalls mit Verlängerung der Extremität eine Vereinfachung angestrebt wurde.

So erklärt es sich auch, daß bei den Pinguinen, die sich nicht so viel auf dem Lande bewegen, die Verschmelzungen der drei Metatarsalknochen



eine weniger innige ist. Die drei Knochen sind, obzwar vollkommen verwachsen, durch Lücken getrennt (s. Fig. 253). Daß dies jedoch kein altertümliches Merkmal ist, sondern eine moderne Anpassung, lehren die fossilen Pinguine, deren Metatarsen denen der anderen Vögel ähnlicher sind.

**Schädel** (s. Fig. 254). Der Schädel des Vogels unterscheidet sich von dem der Reptilien, beispielsweise eines Varanes, nur dadurch, daß die Knochen des Hirnschädels sehr früh zu einer einheitlichen Kapsel verwachsen, wie wir eine solche ja auch bei den Flugsauriern fanden. Es ist ein einfacher und zwar unterer Jochbogen entwickelt. Wie bei vielen Sauriern ist der Oberschnabel beweglich. Diese Bewegung wird dadurch ermöglicht, daß das Quadratum einmal dem Schläfenbein gelenkig eingefügt ist, und dann auch mit dem Jochbogen (dem Quadratojugale) und den Flügelbeinen gelenkig verbunden ist und daß die Palatina vermittels eines Gleitgelenkes auf den Basisphenoidea verschiebbar sind. Wird nun durch einen Teil des Schläfenmuskels, welcher von der Augenhöhle her an das Quadratum angreift, dieses nach vorn gezogen, so pflanzt sich der Druck vermittels des Jochbogens und der Pterygoidea + Palatina auf die Basis des Oberschnabels fort, wodurch dieser nach aufwärts gedrückt wird. Das ist dadurch möglich, daß der Oberschnabel mit dem Stirnbein durch ein dünnes elastisches Knochenstück verbunden ist, ein federndes, sogenanntes falsches Gelenk, welches aber bei einigen Vögeln, z. B. Papageien, wo beide Teile durch eine Naht getrennt sind, fast ein wahres wird. Der Anfang zu dieser Einrichtung findet sich schon bei gewissen Reptilien. (Vgl. S. 248.)

## 2. Verdauungstraktus.

Der Verdauungstraktus ist zwar in Anpassung an die Nahrung recht verschieden gestaltet, dies gilt besonders von der Zunge, zeigt aber im Prinzip seines Aufbaues wenig Abweichungen von dem der Reptilien. Die



Fig. 255. Oberschnabel eines Hühnerfötus mit Eizahn (a).  
(Nach Gardner aus Marshall.)

wichtigsten Unterschiede sind wieder aus den Anpassungen an das Fliegen zu verstehen, welche die peripheren Teile zu entlasten streben. So gingen bei den Vögeln die Zähne verloren und die Zerkleinerung der Nahrung

übernahm der Magen. Daß auch die Vögel ursprünglich Zähne hatten, zeigen fossile Funde. Der schon erwähnte Archäopteryx besaß welche, ferner die kretazeischen *Odontolcae* (*Hesperornis*), welche zu den Ratiten gehören, und von den Carinaten die ebenfalls kretazeischen *Odontotormae* (*Ichthyornis*). Diese Zähne waren wie Krokodilzähne kegelförmig mit nach rückwärts gebogener Spitze, saßen wie diese in gesonderten Alveolen und wurden auch wie sie gewechselt. Bei rezenten Vögeln findet sich keine Spur von Zähnen mehr. Und was von *Blanchard*, *Fraisse*, *Marshall* und anderen bei jungen Vögeln für Andeutung von Zahnanlagen gehalten

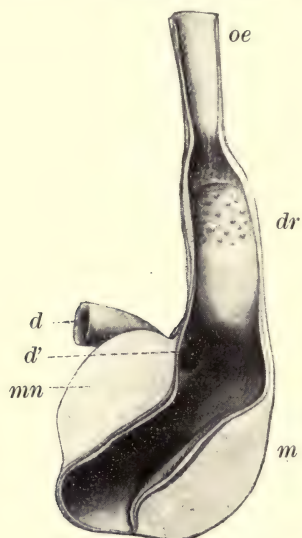


Fig. 256.

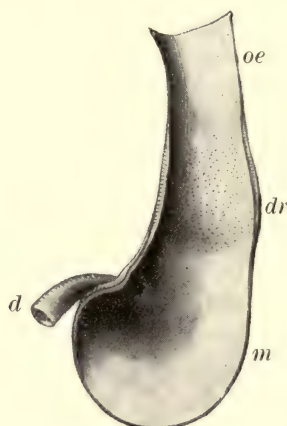


Fig. 257.

Fig. 256 und 257. Längsschnitt durch den Magen eines körnerfressenden Vogels (Truthuhn Fig. 256) und eines Raubvogels (Bussard Fig. 257). (Nach Boas.)

*d* Dünndarm; *d'* dessen Einmündung in den Magen; *dr* Drüsenmagen; *m* Muskelmagen; *mn* Muskulatur; *oe* Speiseröhre.

wurde, hat sich als Schnabelpapillen herausgestellt, die mit Zähnen nichts zu tun haben.

Selbst der Eizahn der Vögel (s. Fig. 255) ist dem der Reptilien nur physiologisch zu vergleichen, schon seine Lage außen auf dem Schnabelrücken spricht gegen eine Homologie, ebenso wie die Zusammensetzung aus Horn.

Was sonst als Zähne bei Vögeln bezeichnet wird, sind Kerben und Vorsprünge der Epidermis des Schnabels.

Die Speiseröhre ist bei manchen Vögeln zum Kropf erweitert, der ein mehr oder minder abgegrenztes Reservoir für die Speise ist. Der Magen zerfällt in zwei Teile, den Drüsenmagen, welcher als Fortsetzung der Speiseröhre erscheint, und den Muskelmagen. Dieser hat die Funktion übernommen, die Nahrung zu zerkleinern. Er besitzt außen, oben und unten, wie bei



den Krokodilen s. S. 253 Fig. 125, je eine Sehnenscheibe, wovon die starke Muskulatur ihren Ursprung nimmt. Innen ist der Muskelmagen ausgekleidet mit einer eigentümlichen gelblichen, hornartigen Haut, deren Härte und Ausbildung von der Nahrung abhängt. Sie ist ein Ausscheidungsprodukt kleiner Drüsen, also eine Kutikularbildung. So ermöglicht sie eine Art Häutung, wobei sie vollständig abgestoßen wird. Um deren Reibwirkung zu unterstützen, nehmen Vögel, wie wir es ja auch bei den Krokodilen sahen, Steine in ihren Magen auf. Die Muskulatur ist je nach der Nahrung verschieden stark ausgebildet, sehr schwach bei Raubvögeln (s. Fig. 257), außerordentlich kräftig bei Körnerfressern (s. Fig. 256).

Der Dünndarm ist gut entwickelt, am längsten bei Pflanzenfressern.

Der Enddarm ist meist kurz. Am Übergang von Dünndarm zum Enddarm liegen gewöhnlich zwei Blinddärme, die bei Vögeln mit karnivorer Diät rudimentär sind, doch kann das auch bei pflanzlicher Nahrung der Fall sein, z. B. Tauben.

### 3. Urogenitalsystem.

Das Urogenitalsystem ist von dem der Reptilien wenig verschieden. Doch ist stets der rechte Eierstock und der entsprechende Eileiter mehr oder weniger rudimentär. Im Eileiter werden die Eier vom Eiweiß und der Schalenhaut, im Uterus von der Kalkschale umgeben. Von den männlichen Geschlechtsorganen sind beide Seiten ausgebildet. Äußere Begattungsorgane finden sich nur bei wenigen Vögeln. Tinamus, Strauße, Enten und einige andere besitzen einen Penis, der wie bei den Schildkröten und Reptilien eine Ausstülpung der ventralen Kloakenwand ist.

### 4. Atmungsorgane.

Kehlkopf und Trachea. Die Atmungsorgane beginnen mit dem Kehlkopf, der an Stelle einer Epiglottis nach oben durch eine lippenartige Querfalte begrenzt ist. Nach unten schließt sich an ihn die Trachea an. Bei ziemlich vielen Vögeln ist die Trachea länger als der Hals, und zwar bei Lamellirostres, Pelargi, Grus, Limicolae, Rasores und einigen Passeres. Sie muß also eine mehr oder weniger große Anzahl Windungen bilden, wie solche von manchen Schildkröten, Krokodilen und Faultieren bekannt sind. Ihre Lage im Körper ist recht verschieden, wie Fig. 252 u. 258 zeigen.

Ihr Lumen kann in einigen Fällen an irgend einer Stelle beträchtlich erweitert sein (vgl. Fig. 259).

Eine eigentümliche Umgestaltung erfährt die Trachea am Übergang in die Bronchien, die bei den Ratiten angedeutet, bei den Carinaten ihre höchste Ausbildung erreicht. Durch Membrane, welche durch den passierenden

Luftstrom in Schwingung gesetzt werden, wird hier ein stimmbildender Apparat, der untere Kehlkopf oder Syrinx, erzeugt. Ein solcher Syrinx

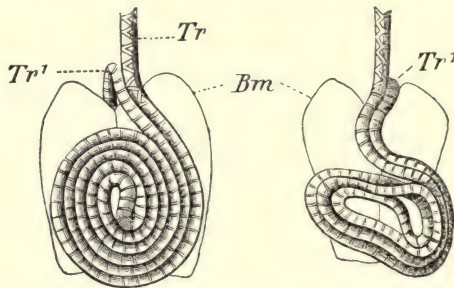


Fig. 258. Luftröhre von *Baryta kerandrenii*. (Nach Pavese aus Marshall.)

*Tr* ihr außerhalb der Brustmuskeln (*Bm*) aufgerollter Teil; *Tr'* ihr in der Brusthöhle herabreichendes Endstück.

fehlt nur dem Königsgeier (*Gypagus papa* L.) völlig und fast völlig dem Rabengeier (*Catharistes urubu* Viell). Nach seiner Lage unterscheidet man einen nur auf die Bronchien beschränkten Syrinx bronchialis, der relativ selten vorkommt, z. B. bei *Steatornis*, *Podargus*, *Crotophaga major*, *Cuculus*, *Strix*, *Asio brachyotus*, einen Syrinx trachealis, z. B. *Dendrocolaptinae*, *Formicarinae*, *Pteroptochinae*, und einen Syrinx tracheo-bronchialis (s. Fig. 259). Der letztere, an welchem Trachea und Bronchien gleichmäßig teilnehmen, ist der gewöhnliche. Bei ihm treten die letzten Trachealringe dicht aneinander und bilden, wenn sie völlig verschmelzen, die sogenannte „Trommel“, welche durch den Steg, eine niedrige, aus Vorsprüngen, meist aus dem letzten Trachealringe gebildete Scheidewand, in zwei Teile geteilt wird. Eine besondere Komplikation erreicht dieser Syrinx bei Anatiden (s. Fig. 259 B) und Mergiden, indem er sich zu einem ansehnlichen blasenartigen Gebilde, dem Labyrinth oder Pauke, erweitert.

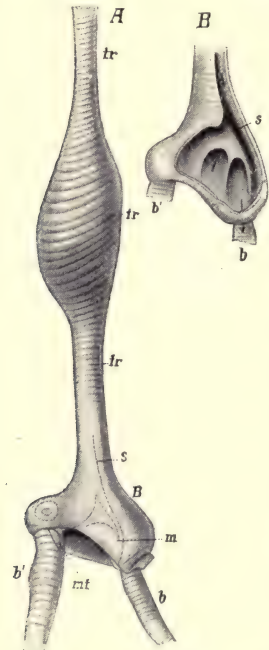


Fig. 259. Luftwege von *Anas clangula*. (Nach Gegenbaur.)  
A von vorn; B Syrinx nach Entfernung der vorderen Wand;  
*tr* Trachea; *B* Trachealende;  
*b*, *b'* Bronchi; *m*, *mt* Membr. tympaniformis; *s* Septum.

Lungen. Die Lungen sind viel weiter entwickelt als die der Reptilien. Indem die Hohlräume viel enger geworden sind, erscheint die einzelne Lunge als schwammiger Körper. Sie wird vom Bronchus durchzogen, welcher Äste, Bronchien, entsendet. Von diesen entspringen wieder zahl-

reiche anastomisierende Kanäle, die Lungenpfeifen oder Parabronchien (s. Fig. 260), aus denen ein Netzwerk feinsten Röhrchen, die Luftkapillaren,



hervorgeht. Zwischen dem von diesen gebildeten „Parenchym“ liegen die Blutkapillaren, und zwischen beiden Kapillaren findet der Gasaustausch statt. Wichtig ist, daß zum Unterschied zu der Säugerlunge auch zwischen den kleinsten Lufträumen Kommunikationen bestehen, so daß die Atemluft die ganze Lunge durchstreichen kann, ohne die großen Röhren passieren zu müssen.

Einige Bronchien setzen sich in große, dünnwandige Luftsäcke fort, welche sich unter der Haut, zwischen die Eingeweide, zwischen gewisse Muskeln und sogar in die Knochen fortsetzen. Die Knochen der meisten Vögel sind daher in mehr oder weniger großer Ausdehnung „pneumatisch“.

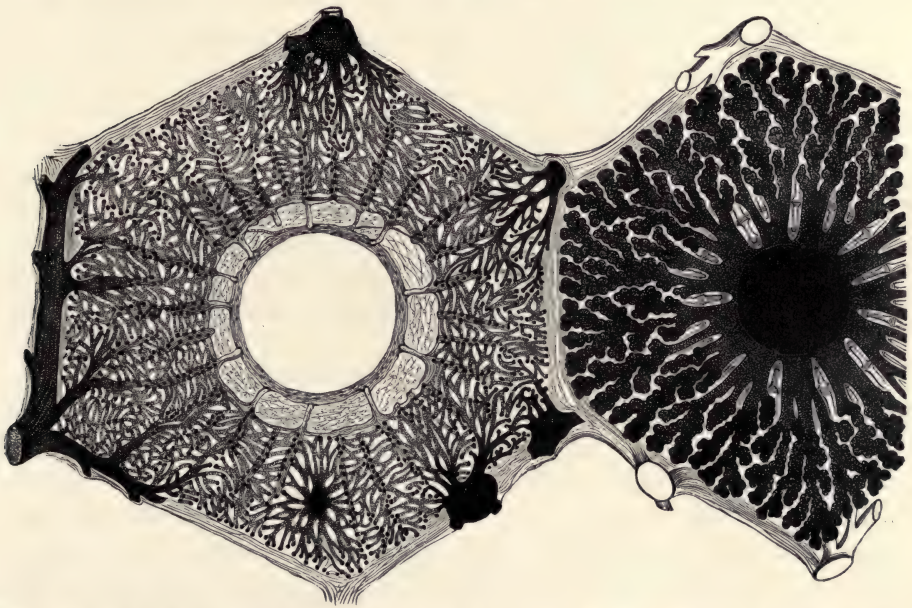


Fig. 260. Zwei Parabronchien von *Anas anser* im Querschnitt. Rechts Lufträume mit Injektionsmaße gefüllt und dunkel dargestellt, links die Blutgefäße von der Arteria pulmonalis injiziert. (Nach Fr. E. Schulze aus Gegenbaur.)

Die Pneumatizität der Knochen ist aber kein unbedingtes Erfordernis für Flugfähigkeit. Fehlt sie doch so guten Fliegern wie *Sterna* ganz und den Möwen fast ganz<sup>1)</sup>. Eine Erleichterung mögen diese mit Luft gefüllten Knochen beim Fluge immerhin bedeuten, ebenso wie die übrigen Luftsäcke. Diese letzteren, deren Anordnung aus der Fig. 247 entnommen werden mag, haben aber eine viel wesentlichere physiologische Bedeutung. Respiratorische Tätigkeit kommt ihnen zwar ebensowenig zu wie den Anhängen der Reptilienlungen, wie wir sie bei Schlangen, besonders aber beim Chamäleon (s. Fig. 236) kennen lernten, denen sie wohl homolog sind.

<sup>1)</sup> Auch die Fledermäuse fliegen ohne pneumatische Knochen, anderseits hatten manche Dinosaurier welche.

Eine Erweiterung der Brusthöhle (vgl. S. 379) hat auch eine Erweiterung der Luftsäcke zur Folge. Dabei verdünnt sich die Luft in ihnen und die Außenluft dringt zunächst in die Atemröhren und von hier in die Lungen, wo ihr Sauerstoff von den Lungenkapillaren aufgenommen wird; ein anderer Teil gelangt durch die Bronchien in die Luftsäcke. Dieser Teil durchströmt die Lunge beim Ausatmen. So sind also die Verhältnisse der Vogellunge die denkbar günstigsten, da die Lungenkapillaren sowohl beim Ausatmen als beim Einatmen von sauerstoffhaltiger Luft umspült werden.

Diese Einrichtung erlaubt einen sehr intensiven Gasaustausch und erlaubt es den Vögeln, in ganz bedeutende Höhen zu steigen, wo andere Tiere infolge der verdünnten Luft starke Atembeschwerden empfinden würden.

Beim Fluge, wo die Brustwände festgestellt werden müssen, besorgen die Luftsäcke wahrscheinlich allein die Atmung. Es kommen hierbei wohl besonders die axillaren, in der Achselhöhle gelagerten Luftsäcke in Betracht, welche durch die Flügelbewegung bald erweitert, bald verengert werden.

Bei vielen Vögeln finden sich auch unter der Haut lufthaltige Räume. Es handelt sich dabei entweder um subkutane Ausbreitung der Lungsäcke, wie z. B. bei *Sula bassana* L., wo sie so groß sind, daß die Haut nur am Oberschenkel und an der Brust mit den Muskeln zusammenhängt, oder die Luft ergießt sich frei in Maschen zwischen dem subkutanen Bindegewebe und der Muskulatur, z. B. Pelikan.

Die Bedeutung ist noch unklar; bei Schwimmvögeln und Tauchern mögen sie besonders das schnelle Empортаuchen erleichtern. Diese Einrichtungen finden sich aber auch bei Landvögeln. So ist bei *Dichoceros bicornis* L. das subkutane Bindegewebe bis zu den Zehen- und Flügelspitzen lufthaltig und die Haut liegt nur an Kopf und Schwanz an. Man mag dabei vielleicht daran denken, daß auch sie einem Wärmeschutz dienen, doch fragt sich dann, warum von Vögeln an ein und demselben Wohnplatze die eine Art sie besitzt, eine andere nicht.

Daß die Luftsäcke überhaupt als Umhüllung wichtiger innerer Organe einem Wärmeschutz dienen, nimmt F. E. Schulze an. Er meint weiter, daß auch die Luftsäcke nach Art von Schleimbeuteln die Gleitbewegung sowie Gestalts- und Volumänderungen gewisser Organe, wie Herz, Magen usw., erleichtern. Schließlich soll die durch die Luftsäcke bewirkte Erweiterung der röhrenförmigen Thoraxwandung und der pneumatischen Knochen deren Biegefestigkeit erhöhen.

## 5. Blutkreislauf.

Im Blutkreislauf der Vögel ist die bei den höheren Reptilien angebaute Trennung des Herzens eine vollständige geworden, so daß nirgends mehr eine Mischung von arteriellem und venösem Blut eintritt. Zwischen den



Vögeln und den Säugetieren besteht der einzige Unterschied darin, daß bei ihnen der rechte Aortenbogen, bei den Säugern der linke persistiert. Es sei deshalb auf die schematische Figur für den Blutkreislauf der Säuger S. 543 hingewiesen.

## 6. Nervensystem.

Gehirn (s. Fig. 261 u. 262). Das Gehirn zeigt gegenüber dem der Reptilien einige Fortschritte. Am auffälligsten ist bei der Betrachtung von oben die

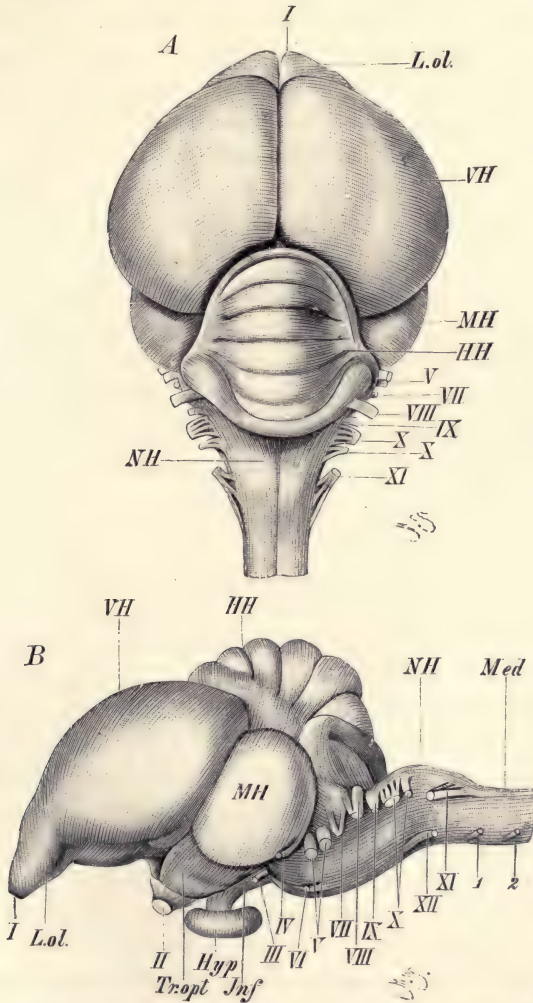


Fig. 261. Gehirn der Haustaube. A von oben, B von der Seite. (Nach Wiedersheim.)  
 VH Vorderhirn; MH Mittelhirn; HH Kleinhirn; NH Nahhirn; Med. Verlängertes Mark; L. ol. Lobus olfactorius; I–XII erster bis zwölfter Hirnnerv; Tr. opt. Tractus opticus; Hyp. Hypophyse; Inf. Infundibulum.

enorme Entwicklung der Hemisphären des Vorderhirns, welche das Zwischenhirn ganz überdecken, so daß es von oben her nicht sichtbar ist. Ein Längs-

schnitt zeigt uns, daß auch die basalen Teile des Vorderhirns, das das Riechhirn überlagernde Stammganglion (*Corpus striatum*), ganz außerordentlich entwickelt sind. Sie übertreffen bei den Vögeln an Mächtigkeit sogar noch die Säugetiere. Vor dem Vorderhirn sind bei Ansicht von oben die *Tubercula olfactoria* sichtbar. Die *Lobi olfactorii* sind stets schwach entwickelt, wenn sie überhaupt vorkommen. Hinter den Großhirnhemisphären ist das gleichfalls sehr gut entwickelte Kleinhirn sichtbar, welches durch eine Anzahl Querfurchen ausgezeichnet ist. Es überlagert infolge seiner starken Entwicklung zum größten Teil die *Medulla oblongata*. Seine Wandung hat gegenüber der der Reptilien erheblich an Dicke zugenommen. Interessant ist, daß das Gehirn der kretazeischen Zahnvögel noch einfacher, reptilienähnlicher war, und noch gut ausgebildete *Lobi olfactorii* besaß.

**Rückenmark.** Am Rückenmark hat das meiste Interesse jene schon bei dem Rückenmarkskanal der Wirbel erwähnte Kreuzbeinanschwellung. Sie findet sich schon bei den der Stammform der Vögel sehr nahestehenden triadischen Stegosauriern, bei denen sie sogar in einem Falle das Gehirn an Größe um das Zehnfache übertraf. Sie hängt natürlich mit der außerordentlichen Muskelentfaltung zusammen bei Tieren, wo allein die hintere Extremität die Fortbewegung auf der Erde übernommen hat. Ihr entsprechend finden wir denn auch bei den Vögeln die weiter vorn gelegene, die Flügelmuskeln versorgende Halsanschwellung des Rückenmarks. Beide haben ihre Ursache in den zahlreichen starken Nerven, die hier ihren Ursprung nehmen.

## 7. Sinnesorgane.

**Nase.** Von den Sinnesorganen sind Nase und Geschmacksorgane schlecht, Auge und Ohr gut entwickelt. Schon die Zurückbildung der *Lobi olfactorii* weist auf die geringe Geruchsempfindung hin. Die Riechschleimhaut ist auf die innerste Region der aus drei Räumen bestehenden Nasenhöhle beschränkt und bekleidet dort die sogenannte dritte Muschel. Die drei Gebilde in der Nasenhöhle der Vögel werden nämlich als erste, zweite und dritte Muschel bezeichnet, obwohl, wie *Gegenbaur* gezeigt hat, nur die zweite, ebenso wie bei den Reptilien, eine echte Muschel ist, d. h. eine freie, selbständige, durch Skelettmasse gestützte Einragung in den Nasenraum.

Von den beiden anderen sogenannten Muscheln ist die erste nur eine einfache Ausbuchtung der Wand, wie sie unter den Reptilien die Krokodile besitzen, die dritte der Riechhügel. Von dem dritten Raum aus werden die Lufträume der Schädelknochen mit Luft gefüllt.

Die Form und Lage der äußeren Nasenlöcher ist eine sehr wechselnde, und schon *Tiedemann* glaubte einen Zusammenhang zwischen ihnen



und der Lebensweise feststellen zu können. Wenn auch die von ihm aufgestellten Sätze heute nicht mehr vollkommen aufrecht erhalten werden können, so sind einige doch nicht ohne Wert. So sollen sich borstenartige Federn, um das Eindringen von Schmutz zu verhüten, bei Vögeln finden, die ihre Nahrung aus der Erde (Raben, Stare, Lerchen) oder mulmigem Holz (Spechte) usw. entnehmen, während die Nasenlöcher bei fischenden Vögeln, wie Pandion, Ardea, Larus, Haliaetus, durch weiche Haut mit eingelagerten Muskeln verschließbar sind. Eigenartig ist ihre Lage bei Apteryx an der Spitze des Schnabels, bei Diomedea exulans L. liegen sie in parallelen Röhren auf dem Schnabelfirste. Bei Diomedea melanophrys Temm. beginnen sie rudimentär zu werden. Dasselbe ist wohl bei den kormoranartigen Vögeln der Fall, wo sie öfter individuell vollständig obliterieren. Bei Sula sind die äußeren Nasenlöcher stets ganz zugewachsen, womit wohl der vollständige Schwund des größten Teils der Nasenhöhle zusammenhängt.

Die Nasentränendrüse, deren verschiedene Lage N i t z s c h beschreibt, mündet in die Nasenhöhle.

A u g e. Ein besonderes Interesse bei den Forschern hat von jeher das Vogelauge wegen der Kompliziertheit seiner Einrichtungen erweckt. Schon die Gestalt des Bulbus ist eine von allen übrigen Landtieren abweichende. Er ist nämlich bei den Vögeln niemals kugelig. Die kugelige Form hat den Zweck der leichteren und größeren Beweglichkeit des Augapfels. Bei den Vögeln mit ihrem außerordentlich beweglichen Hals ist eine derartige Beweglichkeit des Augapfels überflüssig. Und da es ja, wie wir wiederholt betonten, bei diesen Tieren auf eine Entlastung der peripheren Teile abgesehen ist, konnte die Muskulatur des nur wenig beweglichen Augapfels stark verringert werden. Andererseits kommt vom kugeligen Bulbus eine breite äquatoriale Zone für das Sehvermögen nicht in Betracht, sie konnte also, unbeschadet der Leistungsfähigkeit des Organes, wegfallen. Und so besteht denn der Bulbus des Vogelauges aus zwei Kugelabschnitten, einem vorderen kleineren und einem hinteren größeren, welche durch ein nach vorn verjüngtes, in der Mitte meist eingeschnürtes kegelförmiges, verschieden langes Mittelstück verbunden werden (s. Fig. 263). Durch diese Form wird, wie F r a n z gezeigt hat, das Gesichtsfeld in der hauptsächlichlichen Blickrichtung, die stets in der Horizontalen liegt, vergrößert, gleichzeitig wird der Bulbus auf ein möglichst geringes Maß reduziert.

Zu dieser Eigentümlichkeit kommt eine deutliche Asymmetrie des Auges, indem der vordere kleine Kugelabschnitt, welcher der Cornea entspricht, nasalwärts verschoben ist, wodurch eine Vergrößerung des temporalen Bulbusabschnittes und damit des vorn gelegenen Teiles des Gesichtsfeldes bewirkt wird.

Im übrigen ist die Form des Bulbus sehr verschieden. Nur wenig abgeflacht, annähernd kugelig und sich dadurch von dem Auge aller Vögel

entfernend und dem der Säugetiere, speziell dem der Pferde sich nähernd, ist das Auge des Straußes (s. Fig. 262), wie schon S ö m m e r i n g festgestellt hat.

Bei anderen, wie Schwan und Papageien, ist es stark abgeflacht. Häufiger als diese Formen ist aber das Teleskopauge. Bei ihm ist der mittlere Teil röhrenförmig verengt, also der Durchmesser des Auges verkürzt, und zwar ist er im extremsten Fall erheblich kürzer als die Achse, so daß eine Verlängerung dieser vorgetäuscht wird.

Die ausgebildetsten Teleskopaugen finden wir bei den Eulen (s. Fig. 263), wo aus der Kegelform des Auges fast eine Zylinderform geworden ist, und bei den gleichfalls nächtlichen Eulenschwalmen Australiens. Trotzdem wäre es falsch, etwa das Teleskopauge als Anpassung an nächtliche Lebensweise

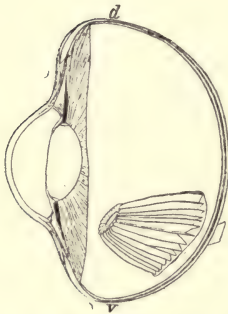


Fig. 262. Rechtes Auge des Straußes durchschnitten. (Nach Franz.)

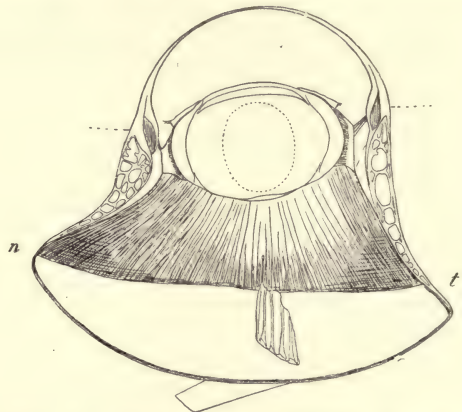


Fig. 263. Schnitt durch das Auge von *Bubo bubo*. (Nach Franz.)

aufzufassen, da es, wie F r a n z gezeigt hat, auch bei Tagraubvögeln, wie *Aquila chrysaetus* L., und in schwächerer Ausbildung auch bei Gyps, *Haliaetus* und *Spilornis*, vorkommt.

Die Hornhaut ist, wie das ja schon aus der Beschreibung des Bulbus hervorgeht, stark konvex, wodurch die vordere Augenkammer eine Größe erhält, wie sie sonst kein Landwirbeltier besitzt. Wichtig ist, daß sie aus zwei gegeneinander beweglichen Lamellen besteht. An die innere heftet sich der sogenannte C r a m p t o n s c h e Muskel an, dessen andere Ansatzstelle der Sclerotikaling ist (s. Fig. 264). Durch seine Kontraktion wird, nach B e e r, die Peripherie der Hornhaut abgeflacht, wodurch eine stärkere Krümmung des Hornhautscheitels bewirkt wird. Dieser Muskel fehlt der Lumme, welche eine außerordentlich dicke Hornhaut hat. Man könnte hierin eine Parallelerscheinung zum Auge der Seesäuger sehen. Aber es haben auch nicht-tauchende Vögel, wie die Tagraubvögel, *Tringa*, *Corone* u. a., nach F r a n z eine beträchtliche Stärke der Hornhaut. In der Sclera kommen, wie bei



einigen Reptilien, bei allen Vögeln Verknöcherungen vor, die zu einem Sclerotikalring zusammentreten. Häufig findet sich in ihr noch ein zweiter Ring von Verknöcherungen um die Eintrittsstelle des Sehnerven herum.

An der Retina ist das Auftreten mehrerer Foveae bemerkenswert. Eine Fovea centralis fehlt nur den Eulen. Sie ist die Fovea des monokulären Sehens. Dieses fällt bei den Eulen vermöge der parallel gestellten Augenachsen fast ganz fort. Außer ihr findet sich im horizontalen Meridian noch eine streifenförmige, der die erste aufsitzt. Sie tritt gerade bei solchen Vögeln auf, die ihre Nahrung vom Erdboden nehmen: *Motacilla*, *Saxicola*, *Numenius*, *Recurvirostra* usw., und Schwimmvögeln, wie *Anser*, *Anas*, *Fuligula*. Als dritte finden wir noch eine schläfenwärts verschobene tem-

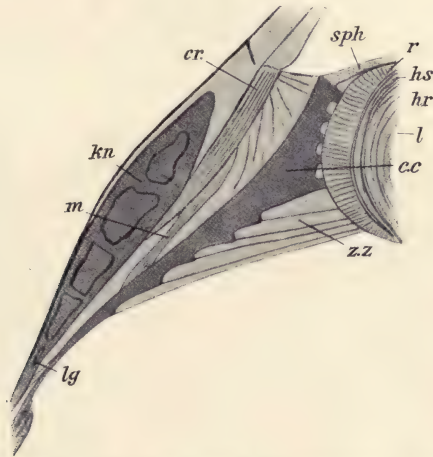


Fig. 264. Schnitt durch die Ciliargegend des Vogelauges. (Nach Franz.)

*sph* Sphincter iridis; *cr* Cramptonscher Muskel; *kn* Scleraknochen; *m* Müllerscher Muskel; *lg* Ligament, durch welches das Corpus ciliare (*cc*) an der Sclera befestigt ist; *zz* Zonulafasern; *r* Ringwulst; *l* Linse.

porale Fovea, die außer bei Eulen, wo sie allein auftritt, bei schnellen Fliegern, wie *Cypselus*, *Hirundo*, *Buteo*, *Sterna*, vorkommt. Es ist die Fovea des binokulären Sehens. Bei einigen von ihnen, wie *Cypselus apus*, *Hirundo rustica*, *Sterna minuta*, *macrura* und *cantiaca*, sind alle drei Foveae nebeneinander ausgebildet, so daß gerade die besten Flieger auch die höchst differenzierte Retina haben.

Interessant ist, daß *Podargus strigoides*, der mit seinen extremen Teleskopaugen den Eulen so gleicht, nach Franz wie diese auch nur eine, die temporale Fovea hat.

Wie bei den Reptilien weist die Linse einen Ringwulst auf. Zwischen seiner Ausbildung und der Fluggeschwindigkeit scheint nach R a b l s Untersuchungen ein Parallelismus zu bestehen, der freilich nach Franz' Beobachtungen nicht ohne Ausnahme ist. Man hat daraus den Schluß gezogen;

daß der Ringwulst mit bei der infolge des schnellen Fluges nötigen schnelleren Akkommodation hilft (vgl. oben Heß' Erklärung S. 274).

Die Linsenakkommodation geschieht bei den Vögeln wie bei den Reptilien durch aktiven Druck der Fortsätze des Ciliarkörpers auf die Linse (s. Fig. 264).

Das interessanteste Organ des Vogelauges aber ist der Kamm oder das Pecten, ein wellblechartig gefalteter Körper, welcher sich über der Eintrittsstelle des Nerven in das Innere des Auges hinein erstreckt. Eine Ausnahme von dieser Form macht er nur beim Strauß, wo er aus einer ebenen Platte besteht, von welcher nach beiden Seiten Querplatten abstehen (s. Fig. 265 und 266). Das Pecten fehlt keinem Vogel, zumal es neuerdings beim Kiwi, der es nach älterer Meinung entbehren sollte, von Lindsay-Johnson entdeckt ist. Unter den vielen Ansichten, die im Laufe der Zeit über seine Bedeutung geäußert wurden, seien hier einige erwähnt. Es sollte

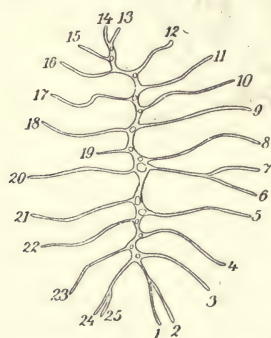


Fig. 265. Schnitt durch das Pecten des Straußes, um die Anordnung der Lamellen 1—25 zu zeigen. (Nach Franz.)



Fig. 266. Pecten von *Struthio camelus*. (Nach Franz.)

aus Schwellgewebe bestehen und so die Akkommodation unterstützen (Treviranus, Home, Owen), als Ernährungsorgan des Auges (Mihalkovics) oder zum Abblenden des Lichtes (Desmoulins, Petit, Huschke), als Thermoskop (Treviranus), zur Perzeption von Zuständen der Augenmuskeln (Beaurégard), oder zur Abgrenzung des monokularen und binokularen Gesichtsfeldes (Schleich) dienen. Nach den neueren Untersuchungen von Parreidt nimmt er seinen Ursprung aus dem Nervengewebe. Feinere histologische Untersuchungen, wie sie Franz ausgeführt hat, zeigen, daß sich die Nervenfasern des Optikus an der Ursprungsstelle des Pecten in ihn hinein umbiegen und fortsetzen (s. Fig. 267), daß der Kamm hauptsächlich aus Nervengewebe besteht, worunter sich allerdings auch noch Adern und Pigment finden, und daß die Nervenfasern an der Oberfläche des Pektens in Kölbchen übergehen. Über diesen Kölbchen bildet die Haut Hütdchen, die oft (immer?) Haare tragen (s. Fig. 268). Außer diesen mikroskopisch kleinen Gebilden fand Franz



noch größere Spitzchen, deren Zahl und Auftreten allerdings individuellen Schwankungen unterliegt. So fand er ein besonders langes auf dem Kamm eines Exemplars von *Bubo bubo* L., das mit zahlreichen Nerven und Kölbchen durchsetzt war, während es einem anderen fehlte. Franz erblickt in allen diesen Gebilden Organe zur Aufnahme von Sinneseindrücken. Nach ihm dient der Kamm des Vogelauges: 1. zur Aufnahme hydrodynamischer Druckschwankungen, welche die Folge der schnellen Akkommodation sind; 2. zur

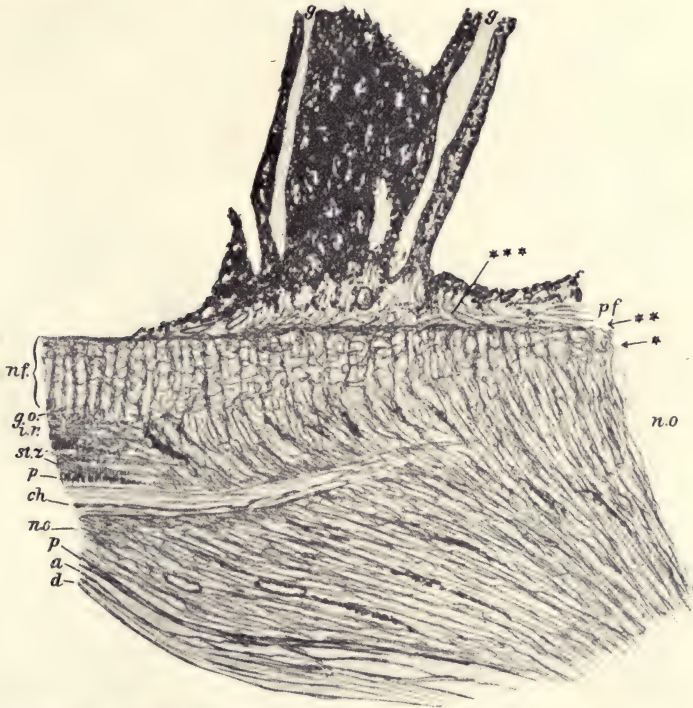


Fig. 267. Sagittalschnitt durch die Wurzel des Pecten. (Nach Franz.)

*n. o.* Sehnerv; *ch* Choroidea; *n. f.* Nervenfaserschicht; *g. o.* Ganglion opticon; *i. r.* innere retikuläre Schicht; *st. z.* Stäbchen und Zapfen; *p* Pigmentepithel; *p'* Pia; *a* Arachnoidea; *d* Dura mater; *pf* Pectenfaserschicht; *g* Gefäße; \*\*\* Nervenfasern, die sich in das Pecten fortsetzen.

Druckregulierung innerhalb des Auges, wofür der Gefäßreichtum spreche. Eine ernährnde Funktion hält er dagegen für unwahrscheinlich.

Die nervöse Eigenschaft des Pektens wird übrigens von Blochmann und Husein in einer vorläufigen Mitteilung bestritten.

So lernen wir also im Vogelaug ein Auge kennen, das bei weitem dem der übrigen Landwirbeltiere überlegen ist. Nicht sowohl durch die Zahl seiner Einrichtungen; denn Pecten und selbst die doppelte Akkommodation durch Linse und Hornhaut kommen bei anderen Tieren (die letztere bei Schlangen) auch vor, sondern durch deren außerordentlich feine und präzise Ausbildung.

Dazu kommt noch, daß die Irismuskulatur quergestreift und dadurch einer viel intensiveren Kontraktion fähig ist, als die glatte der übrigen Vertebraten.

Auch in diesem verfeinerten Akkommodationsmodus finden wir wohl eine Anpassung an das Fliegen, welches die Tiere in außerordentlich kurzer Zeit von größter Entfernung bis in die unmittelbare Nähe eines Gegenstandes bringt. Allerdings ist hierbei, zumal wenn es sich um Raubvögel handelt, die ihre Beute mit dem Fuß fassen, nicht einmal eine solche Akkommodationsbreite nötig, als beim Huhn, das kleine Körner pickt, also in nächster Nähe, aber auch in die Ferne gut sehen muß.

Für die Farbenempfindung der Vögel hat Heß bei Hühnern, Tauben und Raubvögeln festgestellt, daß die sichtbare Grenze des Spektrums nach dem langwelligen Ende hin merklich genau mit jenem für unser Auge

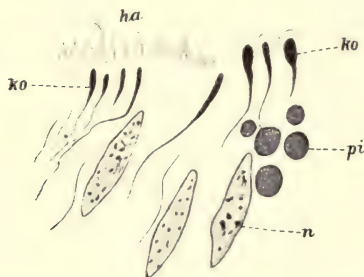


Fig. 268. Schnitt durch die Brücke des Pektens von *Uria troile*. (Nach Franz.)  
*ha* Härchen des Pektens; *ko* Kölbechen an der Oberfläche des Pektens; *pi* Pigment; *n* Nucleus.

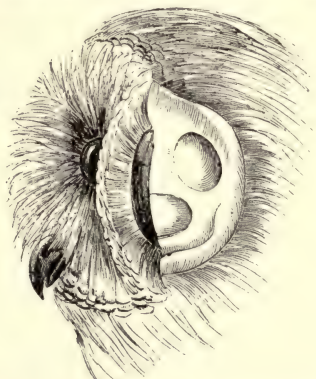


Fig. 269. Äußeres Ohr der Schleiereule. (Nach Marshall.)

übereinstimmt. Dagegen ist es nach dem kurzwelligen Ende hin im Ver-  
 gleiche zu unserem Auge hochgradig verkürzt. Schon Teile der blaugrünen  
 Strahlen, natürlich erst recht die blauen und violetten werden nicht mehr  
 wahrgenommen. Durch Benützung eines rotgelben Glases kann unsere  
 Farbenwahrnehmung der der Vögel ähnlich gestaltet werden.

Ohr. Das Gehörorgan ist zwar zur Aufnahme von Tönen wesentlich höher  
 differenziert als das der Reptilien, zeigt aber in seinem allgemeinen Bau  
 wenig Änderungen. Die Columella, die bei den meisten Reptilien noch  
 außerhalb der Hörkapsel liegt und sich am Aufbau des Kiefergerüsts be-  
 teiligt, ist vollständig in die Gehörkapsel einbezogen. Sie schließt mit ihrem  
 verbreiterten Ende das Foramen ovale und ist vollkommen in den Dienst  
 des Gehöres getreten. Der äußere Gehörgang ist kurz. Seine äußere Öffnung  
 ist allgemein ganz von Federn bedeckt, die allerdings häufig eine besondere  
 borstenartige Gestalt besitzen. Nur bei Straußen und Geiern ist sie nackt.  
 Häufig befindet sich nach innen vom äußeren Ohrrande eine kleine Haut-  
 falte. Diese Falte erreicht eine besondere Entwicklung bei den Eulen, wo



sie zu einer nach vorn von der Ohröffnung gelegenen, durch Muskeln bewegten Klappe wird (s. Fig. 269). Die hohe Differenzierung des äußeren Ohres gerade bei diesen Vögeln hängt wohl mit der nächtlichen Lebensweise zusammen, wo das Gehörorgan gewissermaßen als Ersatz für den geringen Dienst des Organes des Lichtsinnes herangezogen werden mußte.

## 8. Muskulatur.

Die Muskulatur der Vögel zeigt keine Besonderheiten gegenüber der der Reptilien. Die Rumpfmuskeln sind natürlich infolge der Starrheit des Körpers schwach entwickelt, umgekehrt hat der Hals bei seiner großen

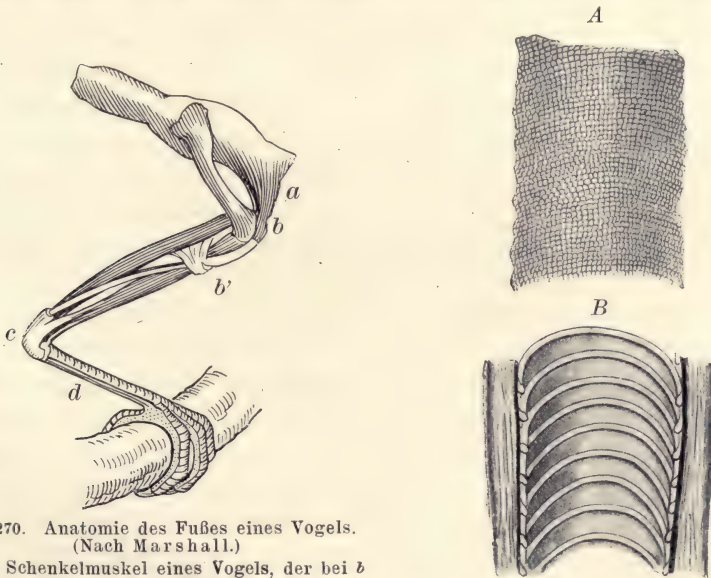


Fig. 270. Anatomie des Fußes eines Vogels.  
(Nach Marshall.)

*a* der Schenkelmuskel eines Vogels, der bei *b* über das Kniegelenk läuft und bei *b'* durch ein Band fixiert ist, sich nach hinten wendet, bei *c* über das Fersengelenk weggeht und bei *d* sich mit den Zehenbeugern vereinigt.

Fig. 271. Sperrvorrichtung an den Zehen des Sperlings.  
(Nach Schaffer aus Hesse-Doflein.)

*A* Gerauhte Unterfläche der Sehne;  
*B* Schnenscheide mit Sperrschneiden.

Beweglichkeit eine sehr gut ausgebildete Muskulatur. Gut sind natürlich die Brustmuskeln entsprechend ihrer großen Arbeitsleistung beim Fluge entwickelt, wie überhaupt die Armmuskulatur sehr kräftig ist. Interessant ist, daß gerade die schwersten Teile der Muskeln, die Muskelbäuche in der Nähe des Schultergelenkes, zusammengedrängt sind. Das ist natürlich eine Anpassungserscheinung an das Fliegen. Es wird so der Schwerpunkt des Flugapparates nach dem Drehpunkt verlagert, da hierdurch eine bedeutende Kraftersparnis erzielt wird.

Sehr interessant ist der Mechanismus am Hinterbein (s. Fig. 270). Hier geht ein Muskel, der am Schambein ansetzt, mit starker Sehne über das Knie in

einer Furche der Kniescheibe, wird durch Bänder oben an der Vorderseite des Schienbeines festgehalten, geht unten auf die Rückseite über, verläuft über das Fersengelenk und heftet sich mittels einzelner Sehnen an die Unterseite der Zehen an. Gleichzeitig tritt er mit den Beugemuskeln der Zehen in feste Verbindung.

Setzt sich der Vogel, so wird die hintere Extremität durch die Last des Körpers spitzwinklig abgebogen. Dadurch wird die Sehne infolge ihres Verlaufes natürlich gespannt und zieht so die Zehenbeuger an. Nun greifen die Zehen ohne Zutun des Vogels zu und halten ihn auf rein mechanischem Wege ohne Kraftanstrengung fest. Das ist natürlich eine wunderbare Anpassung an das Baumleben bei Tieren, die stehend auf einem Zweig ruhen und schlafen.

Gleichzeitig ist eine Sperrvorrichtung vorhanden, welche das Zurückgleiten der Sehne verhindert. An einigen Zehengliedern besitzt die dem Zweige zugekehrte Seite der Sehne, die untere also, einen Knorpelüberzug mit reibisenartig gerauhter Oberfläche. Die ihr gegenüberliegende Wand der Sehnenscheide trägt an gewissen Zehengliedern bogenartige Leisten. Durch das Gewicht des Vogels wird nun die gerauhte Sehnenfläche gegen die „Sperrschneiden“ der Scheide gepreßt und so ein Zurückgleiten der Sehnen verhindert (s. Fig. 271).

Eine andere Sperrvorrichtung befindet sich am Intertarsalgelenk vieler Vögel, die auf einem ausgestreckten Bein, auf der Erde stehend, schlafen, wie bei den Stelzvögeln, den Tauchhühnern u. a. Bei ihnen sind Oberschenkel und Unterschenkel an der Außenseite durch ein straffes, aber elastisches Band verbunden. Da nun der Gelenkkopf des Unterschenkels einen elliptischen Durchschnitt hat, so muß eine Bewegung, welche die beiden Abschnitte des Beines aus der Senkrechten herausführt, beide Ansatzpunkte des Bandes zunächst voneinander entfernen. Dieses Band setzt also der Bewegung beider gegeneinander einen gewissen Widerstand entgegen, der durch Muskelzug überwunden werden muß. Daher kommt der eigenartige „stelzende“ Gang des Storches.

## 9. Integument.

**Drüsen, Hornbedeckung.** Die Ausbildung der Haut ist der der Reptilien sehr ähnlich. Dementsprechend zeichnet sie sich auch durch Drüsenarmut aus. Es finden sich höchstens kleine Ohrschmalzdrüsen (gewisse hühnerartige Vögel) und die über den letzten Schwanzwirbeln liegende Bürzeldrüse, eigentlich ein Paket aus mehreren zweiteilig symmetrisch angeordneten Drüsen. Die Bürzeldrüse fehlt den Straußen, Trappen, einigen Papageien und Tauben, wie *Didunculus*, *Goura*, *Starnoenas*, *Treron*, also gerade ausschließlichen Landbewohnern, die wenig oder gar nicht fliegen.



Besonders gut entwickelt ist sie bei Schwimmvögeln. Ihr Sekret besteht zum großen Teil aus Fett. Es wird mittels des Schnabels ausgedrückt und dient zum Bestreichen des Gefieders, das dadurch vollständig wasserdicht werden kann.

An der Bedeckung des Körpers können wir drei verschiedene Teile unterscheiden: den Hornüberzug des Schnabels, die Beschilderung oder Beschuppung der Beine und die Federn des übrigen Körpers.

Die Bekleidung des Vogelschnabels ist meist im wesentlichen eine Verdickung der Oberhaut, während die Lederhaut sehr zurücktritt, nur bei den sogenannten weichhäutigen Schnäbeln ist das Umgekehrte der Fall.

Die Schnäbel sind häufig lebhaft gefärbt. Diese Schnabelfarbe ist öfters einem Wechsel unterworfen. Dieser kann ein einmaliger sein, wie beim Amselmännchen, wo der Schnabel im ersten Jahr graubraun ist, was beim Weibchen dauernd der Fall ist, vom nächsten Frühjahr ab aber dauernd mennigrot ist, oder die Schnabelfarbe ist einem dauernden Wechsel unterworfen wie bei unserem Star, wo sie im Sommer schön goldgelb, im Winter grau ist. Das bei der Amsel Gesagte zeigt, daß die Schnabelfärbung auch Sitz von Geschlechtsunterschieden sein kann.

Bei vielen Vögeln, wie Raubvögeln, Papageien, findet sich an der Wurzel des Oberschnabels eine gelbe, weiche Haut, „Wachshaut“, welche sehr nervenreich ist. Überhaupt ist der Schnabel oft der Sitz von Tastkörpern, „Herbstschen Körpern“, die häufig nach der Spitze an Zahl zunehmen (Schnepfen vgl. S. 494). Daneben kommen namentlich an der Innenseite im Schnabel noch zahlreiche andere Tastkörperchen vor, die besonders bei den Lamellirostres gut entwickelt sind.

Die sehr verschiedene Ausbildung und Gestalt des Schnabels steht im engsten Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme und wird dort eingehend besprochen werden (vgl. S. 489–506).

Dasselbe gilt von der Bekleidung des Beines, die nach der Lebensweise sehr mannigfach ist. Hier sei nur erwähnt, daß sich von voller Befiederung, mit Ausnahme der Nägel und Sohlen, z. B. Syrrhaptēs, jede Art der Rückbildung des Gefieders feststellen läßt. An seiner Stelle ist der Fuß dann mit Schuppen bedeckt, die morphologisch vollständig den Reptilienschuppen entsprechen. Entweder treten sie als kleine Körnchen auf, welche zu kleinen, rundlichen Inselchen zusammentreten können, der Lauf ist „gekört“, „genetzt“, oder sie treten zu großen, die Vorderseite bedeckenden Inseln zusammen und können schließlich zu einer einzigen Platte verschmelzen. Wichtig ist aber, daß diese Schuppen sekundäre Gebilde sind, die erst durch Rückbildung der Befiederung entstanden sind. Und wie wir eben ihre Entstehung verfolgten, so läßt sich auch die stufenweise Rückbildung von der Feder zur Schuppe verfolgen, wie dies DAVIES festgestellt hat. Nach ihm machte also der beschuppte Vogelfuß folgende phylogenetische Ent-

wicklung durch: 1. bedeckt mit Reptilienschuppen, diese wurden 2. zu Federn, welche 3. sekundär wieder zu Schuppen umgebildet wurden.

**Gefieder.** Schon aus dieser Betrachtung geht hervor, was auch die ontogenetischen Befunde lehren, daß die Vogelfeder ein der Reptilienschuppe vollständig homologes Gebilde ist, das wie jene auf einer Lederhautpapille seinen Ursprung nimmt. Die kurz schon erwähnten, heute noch bei den Vögeln zu beobachtenden Übergänge zwischen beiden lassen sich, nach Gadow, in folgende Reihe bringen: 1. Schuppe mit breiter Basis. 2. Ein Teil der Schuppe erhebt sich über den Rest. 3. Die Schuppe erhält

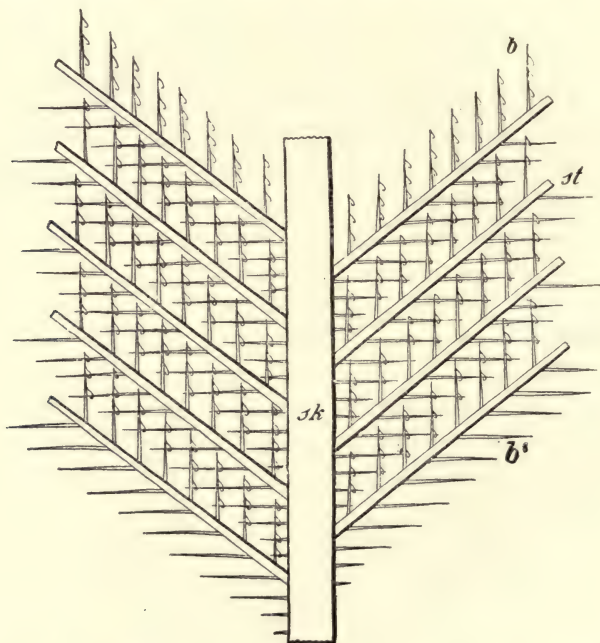


Fig. 272. Stückchen einer Feder (schematisch). (Nach Boas.)

*sk* Schaft; *st* Ast; *b* Strahlen einer distalen Reihe mit Haken; *b'* Strahlen einer proximalen Reihe.

einen ausgezähnten Rand, indem der Basalteil kleinere Papillen trägt. 4. Auf jeder dieser Papillen wächst die Epidermis zu kurzen, verhornenden Fortsätzen aus. Der Basalteil wird mehr rundlich. 5. Zwei dieser Papillen werden stärker und zu Trägern der anderen, so daß nur zwei Schäfte mit mehreren Strahlen vorhanden sind, z. B. Kasuar. 6. Der eine der beiden Schäfte wird stärker, der andere schwächer, zum Afterschaft: die meisten Vögel. 7. Der Afterschaft kann obliterieren, z. B. Tauben.

Damit haben wir schon verschiedene Teile der Feder kennen gelernt, deren Aufbau im einzelnen wir jetzt betrachten wollen (s. Fig. 272). Eine vollkommen entwickelte Feder besteht aus dem Kiel und der Fahne. Der Kiel ist mit seinem unteren Teil, der hohlen Spule, in den Federbalg, eine Hautein-



stülpung, eingesenkt. Nach oben zu wird die Höhlung von einer lockeren Hornmasse ausgefüllt, welche von einer festeren Hornschicht umgeben ist. Dieser Teil des Kieles heißt Schaft. Häufig entspringt an der Verbindungsstelle von Schaft und Spule ein zweiter sogenannter Afterschaft (s. Fig. 273). Vom Schaft entspringt nach jeder Seite hin eine Reihe von Ästen, welche wieder mit je zwei Reihen von Strahlen versehen sind, die Fahne. Die Fahne des Afterschaftes wird als Nebenfahne bezeichnet. Die Strahlen der distalen Reihe tragen Häkchen, welche sie fest mit den benachbarten Strahlen der

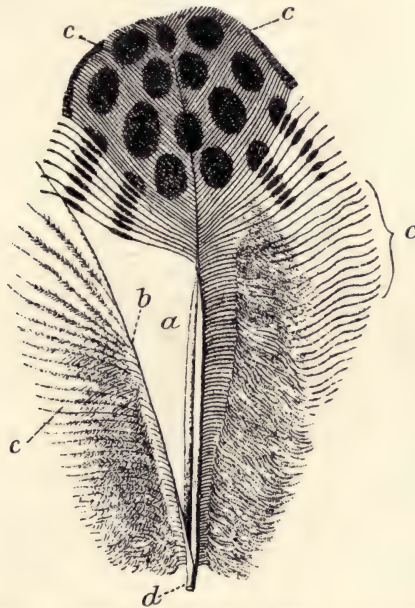


Fig. 273. Eine Rückenfeder vom Argusfasan, Teil der linken Astreihe des Hauptschaftes (a) und die rechte Astreihe des Afterschaftes (b) ist entfernt. (Nach Nitzsch-Burmeister aus Marshall.)

c, c, c Äste von Haupt- und Afterschaft; d die kurze Spule.

proximalen häkchenlosen Reihe verbinden, so daß die ganze Fahne zu einer einzigen Hornfläche verfestigt wird. Somit stellt die Feder ein Gebilde dar, das mit außerordentlicher Festigkeit, welche z. B. die Schwungfedern wegen des Luftdruckes nötig haben, größte Leichtigkeit verbindet.

Nach diesem Prinzip sind gewöhnlich die langen Federn gebaut, welche an die Oberfläche treten und Deckfedern oder Konturfedern heißen, weil sie die äußeren Umrisse des Vogels bilden.

Unter den Deckfedern liegen die Flaumfedern oder Daunen, deren Strahlen aber keine Haken haben, so daß die Äste frei sind. Sie werden im Gegenteil auseinandergehalten dadurch, daß die Strahlen mit kleinen Knötchen besetzt sind. So entsteht unter den Konturfedern durch die Daunen ein lufthaltiges Polster, das als schlechter Wärmeleiter den Vogelkörper vor Ab-

kühlung schützt. Bei großer Kälte werden diese Lufträume durch Sträuben des Gefieders noch vergrößert. Die Schäfte der Daunen sind schwach.

Diese beiden Hauptkategorien von Federn sind durch Übergänge verbunden und auch mannigfach umgestaltet. Den Konturfedern der Ratiten fehlt eine Verbindung der einzelnen Strahlen, da die Häkchen, wenn auch nicht ganz fehlen, so doch stark rückgebildet sind.

Zwischen Konturfedern und Daunen stehen die Halbdaunen. Sie sind weich und ihre Strahlen sind nicht verbunden, doch besitzen sie einen gut entwickelten Schaft (Marabufedern).

Als Fadenfedern werden lange, schlanke Gebilde mit einer pinselartigen

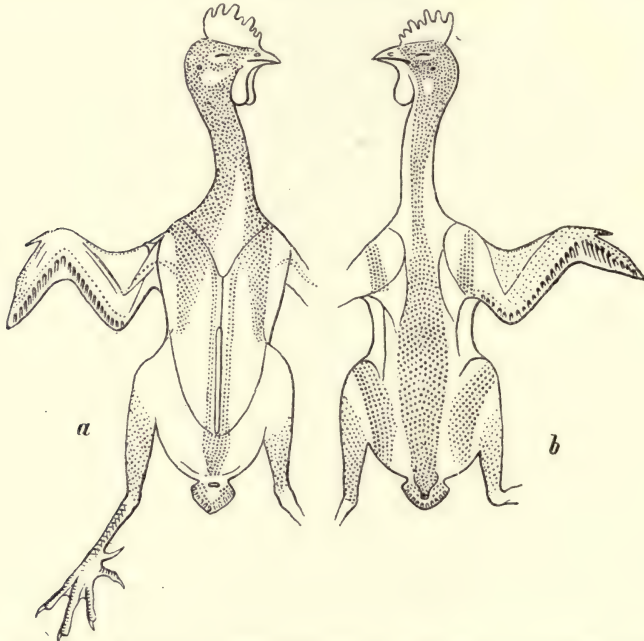


Fig. 274. Pterylen und Apterien von *Gallus bankiva*. (Nach Nitzsch aus Claus-Grobben.)  
a von der Bauchseite; b von der Rückenseite.

Fahne oder überhaupt ohne solche am Ende bezeichnet. Es handelt sich wohl um den Sinushaaren der Säugetiere ähnliche, dem Tastgefühl dienende Organe.

Eigentümliche und in ihrer biologischen Bedeutung unklare Gebilde sind die Puderdaunen, die ihre öligen Epidermisschuppen wie Puder losstoßen. Diese merkwürdigen Daunen finden sich bei den verschiedensten Vögeln, wie Reiher, Tinamidae, einigen Psittaci (nur Cacatuinae, Calyptorhynchus, Chrysotis und Psittacus), Podargus usw., kurz, bei Vögeln, die weder untereinander näher verwandt sind, noch eine ähnliche Lebensweise haben.

Nur bei wenigen Vögeln sind die Konturfedern gleichmäßig über den ganzen Körper verbreitet (Ratitae, Spheniscidae, Palamedea), gewöhnlich



lassen sie größere Strecken frei. Man unterscheidet, nach N i t z s c h, mit Federn besetzte Federfluren, Pterylae, von federlosen, Rainen oder Apterien (s. Fig. 274). Bei aller Mannigfaltigkeit bei den einzelnen Arten verlaufen sie doch meist in der Längsrichtung des Körpers und gewöhnlich auf dem Bauch symmetrisch, die Mitte oder die Seiten freilassend. Dies ist wichtig, denn dadurch kann der brütende Vogel, indem er die Federn zur Seite spreizt, direkt mit dem warmen Körper auf den Eiern sitzen, ohne daß die schlecht Wärme leitende Federschicht dazwischen liegt.

Diesem komplizierten Kleide geht aber in den meisten Fällen ein sogenanntes „Nestkleid“ (s. Fig. 275 u. 448) vorher. Es besteht nur aus daunenartigen Federn, die aber in den einzelnen Ordnungen je nach der Lebensweise sehr verschieden ausgebildet sind; bei den Nesthockern zeigt es einen tieferen, bei den Nestflüchern einen höheren Zustand. Auf der morphologisch tiefsten Stufe stehen die Erstlingsfedern der Columbidae, die pinselförmig sind, da sie aus ganz gleichwertigen Strahlen bestehen. Höher stehen die Federn der Spheniscidae, Larolimicolae, Struthio, Raptores und Passeres, die Hauptstrahlen mit zahlreichen Seitenstrahlen besitzen. Die höchste Stufe zeigt das Nestkleid der Rasores, Lamellirostres und Rhea, dessen Federn schon einen Hauptstrahl besitzen. Die in dieser Aufstellung zum Ausdruck kommende Stufenleiter ist nur scheinbar eine phylogenetische, denn offenbar ist die Form des Nestkleides eine Anpassung an äußere Verhältnisse. So ist es bei Höhlenbrütern, wie Eisvögeln, Papageien und Spechten, stark reduziert, während die Lamellirostres mit ihrem frühen Wasserleben ein hochentwickeltes Erstlingskleid haben. Auch scheinbare Ausnahmen erklären sich bei näherer Betrachtung. So besitzen die nesthockenden Pinguine ein dichtes Nestkleid. Dies erklärt sich aus dem Bedürfnis nach Wärme, da die Alten ihres kurzen Gefieders halber die Jungen nicht unterschlüpfen lassen können.

Um das Gefieder der Alten zu bekommen, müssen die Jungen die Federn wechseln. Ein solches Wechseln der Federn, „Mausern“, findet aber auch periodisch bei den alten Vögeln statt und ist dem Häutungsprozeß der Reptilien gleichzusetzen. So erklärt es sich, daß an der Mauser auch andere Hautgebilde, wie die Beschilderung der Füße, Nägel und Sporen, Hornfransen der Zehen der Tetraonidae, ja sogar in seltenen Fällen der Schnabelüberzug (Larventaucher, Auerhahn, nicht auch Auerhenne) usw. teilnehmen. Die Reihenfolge des Wechsels der Schwung- und Steuerfedern ist eine ganz bestimmte.



Fig. 275. Junge Waldohreule im Übergang von Dunenkleid zum Konturfederkleid. (Nach Kearton aus Zimmer.)

Einige Vögel, und zwar Schwimmvögel, wie Alken, Steifüe, Phoenicopterus, Gnse, Schwne und manche Enten, verlieren die Hand- und bald darauf die Armschwingen in wenigen Tagen, so da sie flugunfhig werden.

Bei den meisten, wie Raubvgel, Singvgel, Papageien usw., werden die Konturfedern symmetrisch gewechselt, und zwar fllt keine Schwungfeder aus, ohne da die vorhergehende neue wenigstens zwei Drittel ihrer Lnge erreicht hat.

Die Mehrzahl der Vgel mausert nur einmal, und zwar im Herbst. Bei manchen werden auerdem die kleineren Federn nochmals im Frhling gewechselt (*Podicipes*, *Colymbus*, *Alca*, *Rasores* usw.). Andere machen zwei vollstndige Mauserungen durch, im Frhjahr und im Herbst, jedesmal vor der Zugzeit, wie *Laridae*, *Charadriidae*, *Grus*, *Crex*, *Colymbus* usw. Bei unseren Enten mausern die Erpel zweimal, die Enten nur einmal. Bei noch anderen scheint sich der Wechsel des Federkleides ber das ganze Jahr zu erstrecken.

Zwischen das Nestkleid und das definitive Kleid schieben sich oft eine Anzahl Jugendkleider. So erreichen die groen Mwen erst im vierten oder fnften Herbst und ebenso die groen Adler nach mehreren Jahren das Kleid der Alten.

Bei den Enten kann man danach auer dem Nestkleid sechs verschiedene Gefieder unterscheiden:

1. das Gefieder der Jungen, dem der Weibchen hnlich;
2. und 3. Mnnchen und Weibchen nach der ersten Herbstmauser den Alten sehr hnlich;
4. altes Mnnchen im Sommer hnlich dem der Weibchen;
5. altes Mnnchen im Sptherbst im Prachtkleid, „Hochzeitskleid“;
6. altes Weibchen.

An die einzelnen Federn inserieren Hautmuskeln, die ihre Beweglichkeit vermitteln.

Als weitere Hautgebilde sind noch Ngel und Sporen zu erwhnen.

Die Ngel finden sich an smtlichen Zehen. Bei manchen Vgeln (*Herodii*, *Steganopodes*, *Scopus*, *Ibis* usw.) ist die Innenseite des Nagels der dritten Zehe eigentmlich kammartig gezhnelte. Der Zweck dieser Einrichtung ist unbekannt. Einige Autoren sehen darin eine Einrichtung zum Reinigen des Gefieders. Nach *Marshall* sollen sich die Nachtschwalben damit die Borstenfedern an den Mundwinkeln austreichen und sich der Fregattvogel whrend des Fluges damit kmmen. Auch an den Fingern treten noch Ngel auf. Einen Nagel am ersten Finger haben *Cypselus*, *Palamedea*, *Fulica*, manche Tagraubvgel usw., am ersten und zweiten Finger *Uria*, *Struthio*, *Phoenicopterus* u. a. Die Jungen von *Opisthocomus*, die ebenfalls zwei Ngel haben, klettern mit ihrer Hilfe im Gestruch (vgl. S. 412).



Archäopteryx hatte noch drei hakenartige Krallen, die er wohl ähnlich als Klammerorgane benutzte.

Bei Hühnervögeln finden sich am Fuß Sporen, bei anderen auch an den Flügeln. Da es sich hierbei um Waffen handelt, sollen diese später besprochen werden (vgl. S. 514/515).

## 10. Eier.

Wir können den allgemeinen Teil nicht verlassen, ohne der Eier (s. Fig. 276) der Vögel zu gedenken. Um den Dotter liegt das Eiweiß in drei Schichten. Die innerste, welche zäher und dichter ist als die anderen, hat eigentümliche gedrehte schnurartige Ausläufer, die Chalazen. Ihre Bedeutung ist noch nicht ganz klar. Sie scheinen dazu bestimmt zu sein, den Dotter in seiner

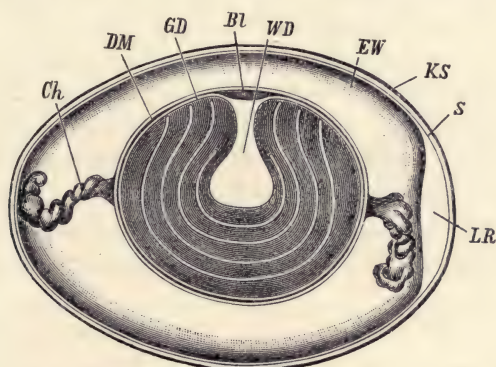


Fig. 276. Schematischer Längsschnitt durch ein unbebrütetes Hühnerei.  
(Nach Allen Thomson-Balfour aus Claus-Grobben.)

KS Keimscheibe; WD weißer Dotter; DM Dottermembran; EW Eiweiß; Ch Chalazen; S Schalenhaut; KS Kalkschale; LR Luftkammer; GD gelber Dotter.

Lage zu den beiden Polen festzuhalten. Der Dotter selbst dreht sich innerhalb des Eiweißes so, daß stets in jeder Lage des Eies die Keimscheibe oben ist. Sie befindet sich also stets so nahe als möglich der Brutwärme.

Umhüllt wird das Eiweiß von der Schalenhaut, auf welche die eigentliche harte Schale folgt. In phylogenetischer Hinsicht wichtig ist, daß bei den Pelikanen und Pinguinen die Eischale gleich nach der Ablage noch weich ist, wie bei den Reptilien. An der Schale selbst werden wieder drei Schichten unterschieden: 1. die unterste Mamillenschicht, 2. die Schwammschicht, 3. das Oberhäutchen; letzteres kann fehlen.

Die ganze Schale ist porös, so daß ein Luftdurchtritt möglich ist. Wird durch Überfirnissen der Gasaustausch künstlich gehindert, so stirbt der Keim ab.

Die Eischale ist häufig durch Pigment gefärbt. Und zwar sind es nach Krukenbergs Untersuchungen wesentlich zwei Farbstoffe, die die Färbung der Vogeleier verursachen; ein roter, das Oorhodin, und ein blauer,

das Biliverdin. Das Pigment kann in allen drei Schichten abgelagert sein. Allerdings findet es sich in der Mammillenschicht nur bei *Crotophaga*. In der Schwammschicht kann es in allen Tiefen vorkommen. Daher ist es häufig unsichtbar, so daß man dann durch Abschaben verschiedene sonst nicht hervortretende Zeichnungen bemerkbar machen kann. Dies aber, daß es eben von Natur unsichtbare Färbung gibt, ist bei der Frage nach der Bedeutung der Eifärbung im Auge zu behalten.

Diese und ihre Bedeutung hat zu vielen Diskussionen Anlaß gegeben. Schon der alte *Fabricius ab Aquapendente* beschäftigte sich mit diesem Problem, wenn er meinte, daß die Farbe des Eies vom Temperament der Mutter abhinge. Je lustiger diese sei, um so bunter sei das Ei. Die große Ähnlichkeit, die die Färbung mancher Eier mit ihrer Umgebung zeigt, so daß sie schwer erkennbar sind, wurde natürlich von den Anhängern der Schutzfärbungstheorie für ihre Ansicht benutzt. Besonders ausgeprägt ist das bei *Charadrius*, *Lagopus*, *Vanellus*, *Fulica*, *Gallinula*, *Podiceps* (hiererst nach kurzer Bebrütung), vielen Möwen, Lerchen, Anthiden, Ziegenmelker, *Pteroclid*en. Und schon 1794 stellte *Erasmus Darwin* die Ansicht auf, daß die Farbe der Eier eine Schutzfärbung sei. Ich will an dieser Stelle nichts gegen diese Theorie sagen, da ich anderen Ortes meine Ansicht darüber ausgesprochen habe. Hier will ich nur darauf hinweisen, daß diese Theorie die oben erwähnte unsichtbare Färbung der Eier nicht erklären kann.

Sehr wichtig und interessant sind die Ausführungen *M'Aldowies* über diesen Gegenstand. Er meint, daß der Färbung der Eier ein Schutz des sich entwickelnden Embryos vor den Strahlen der Sonne zukomme. So hat Blaugrün einen ganz besonders dämpfenden Einfluß auf die Sonnenstrahlen. Es sei daher stark entwickelt bei Eiern, die dem Tageslicht besonders ausgesetzt seien, z. B. die grünblauen Eier der Drosseln, Krähen u. a. Er geht von der Ansicht aus, daß die Vorfahren der jetzigen Vögel gefärbte Eier gelegt hätten, und daß bei Vögeln, deren Eier dem Lichte mehr oder weniger entzogen seien, entweder weil sie in Höhlen oder bedeckten Nestern abgelegt würden oder weil die Eltern ständig brüteten, allmählich eine Entfärbung bis zum völligen Weißwerden stattgefunden habe.

Andere Autoren sind der Ansicht, daß die ursprünglichen Eier weiß waren wie die der Reptilien, was wohl mehr Wahrscheinlichkeit hat, aber das Problem nur noch verwickelter gestaltet. Denn wie sollten wir uns dann deszendenztheoretisch die Entstehung der ersten Farbe überhaupt denken? Ferner müßten wir annehmen, daß alle Mannigfaltigkeit der Eifärbung durch Auslese zustande gekommen sei, denn anders ist eine Vererbung der Eifarbe undenkbar. Aber alle diese Spekulationen scheinen mir zunächst mindestens so lange einer Unterlage zu entbehren, bis wir überhaupt etwas Näheres über die Art, wie jeweils die Eifärbung im Vogel zustande kommt,



wissen. Erst wenn wir die Faktoren genau kennen, welche das Ei färben, wird es möglich sein, über die Ursache der Eifärbung überhaupt Betrachtungen anzustellen.

Ohne weiter auf diesen Streitpunkt eingehen zu wollen, soll nur betont werden, daß die Färbung der Eier auch dann wohl nur aus der genauesten Kenntnis der Biologie der Vögel erschlossen werden kann. Von diesem Standpunkt aus ist *Dixon's* Zusammenstellung wichtig und beachtenswert.

Weißer und gefleckte Eier finden sich nämlich sowohl in offenen wie in verdeckten Nestern. Schwierigkeiten bei Annahme einer Schutzfärbung, sei es zum Verbergen, sei es gegen zu strenge Sonnenstrahlen, bieten nur die weißen Eier in offenen, die gefärbten in bedeckten Nestern. Bezüglich der

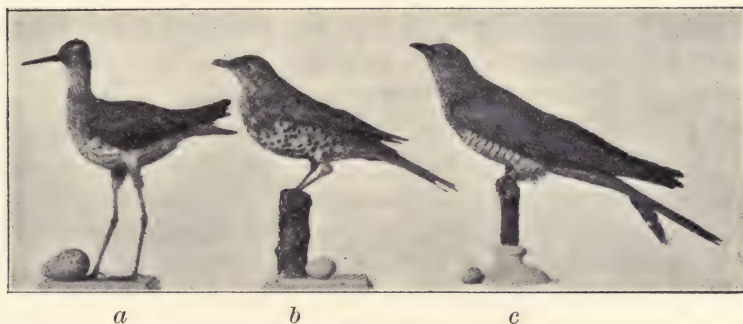


Fig. 277. Eiergröße im Verhältnis zur Körpergröße bei Nistflüchter (a), Nesthocker (b) und Brutparasit (c). (Nach Zimmer.)

letzteren macht *Dixon* die Annahme, daß die betreffenden Vögel erst vor kurzer Zeit verdeckte Nistplätze gewählt haben. Als Beispiele für diesen Fall nenne ich *Monedula*, *Pica*, *Fregilus*.

Ungefleckte Eier finden sich in offenen Nestern bei Vögeln, welche

1. ihr Nest beim Verlassen zudecken, z. B. *Lamellirostres*, *Podicipites*, *Phasianus*, *Perdix* u. a. Dieses Zudecken geschieht entweder mit den eigenen Daunen (*Lamellirostres*) oder mit Pflanzenteilen (z. B. Steißeüße). Es mag hierbei zweifelhaft sein, ob es des Schutzes oder der Wärme wegen oder aus beiden Gründen zugleich vorgenommen wird. Bei den Enten, welche ihr Nest zudecken, sind die Daunen grau gefärbt, also wird das Gelege, wenn sie darüber gedeckt werden, jedenfalls weniger auffällig;

2. sehr fest auf den Eiern sitzen, wie *Asio accipitrinus* Pallas, *Podargus*, *Geophaps*;

3. bei den meisten Tauben. Diese waren ursprünglich wohl alle Höhlenbrüter;

4. bei *Herodii*, *Steganopodes*, *Pelargi*, *Phoenicopterus*. Sie sollen entweder stark genug sein, ihr Nest zu verteidigen, oder leben kolonienweise.

Schließlich sei noch auf die verschiedene Größe der Eier hingewiesen, Hilzheimer, Biologie der Wirbeltiere.

die in gewisser Beziehung zur Lebensweise steht. Im allgemeinen kann man sagen, daß die Nestflüchter im Verhältnis zur Körpergröße die größten, die Nesthocker kleinere und die Brutparasiten die kleinsten Eier legen (s. Fig. 277). Dies ist ja auch ohne weiteres verständlich.

Über die Brutdauer verdanken wir Heinroth eine Anzahl genauer Angaben. Als kürzeste hat er bei *Pycnonotus leucotes* Gould und *Coryphospingus cruentus* Cab. 11 Tage, als längste bei *Sarcorhamphus gryphus* L. 55 Tage festgestellt. Wie bei der Tragzeit der Säugetiere (vgl. S. 569/570) scheint es auch hier zu gelten, daß eine lange Brutdauer das Ursprünglichere ist, daß aber diese durch mannigfache Ursachen abgekürzt werden kann. Auch pflegt die Brutzeit bei Nesthockern, die unvollkommener zur Welt kommen, länger zu sein als bei Nestflüchtern. So brüten alle Gänsearten, selbst die kleine *Chenonetta*, vier Wochen. Nur bei den arktischen *Exanthemops rossi* Cass. und der nordischen *Mareca penelope* und *Dafila acuta* L. ist die Brutdauer infolge des kurzen Sommers auf 22 bis 23 Tage abgekürzt. Am längsten dauert sie bei den Höhlenbrütern, also sehr geschützten Tieren, wie Brandenten und Türkenenten, nämlich 31 bzw. 35 Tage.

Die längste Brutdauer haben die großen Raubvögel, die kaum irgendwelche Feinde haben. Außer dem oben genannten Kondor wurde bei *Vultur monachus* L. eine solche von 51 Tagen festgestellt.

## 11. Alter.

Über das Alter der Vögel ist es schwer, sichere Angaben zu machen. Daß einzelne ein sehr hohes Alter erreichen müssen, geht aus Beobachtungen an Gefangenen hervor. So lebte eine Sonnenralle 22 Jahre, ein Ara 40 Jahre, ein Kakadu 70 und ein Jako 77 Jahre in Gefangenschaft. Auch die Adler müssen ein hohes Alter erreichen, wenigstens scheinen Steinadler erst mit dem 6. bis 10. Jahre geschlechtsreif zu werden.

## 12. Der Vogelflug.

Im allgemeinen anatomischen Teil hatten wir den Bau des Vogels erkannt als in seinen Eigentümlichkeiten hervorgegangen durch Anpassung an das Fliegen. So wollen wir denn unsere biologische Betrachtung mit dem Fluge selbst beginnen.

Die Erwerbung des Flugvermögens. An die Spitze unserer Betrachtungen werden wir die Frage stellen: Wie ist das Flugvermögen erworben? Schon bei den Amphibien und Reptilien lernten wir Tiere kennen, die wenn auch nicht direkt fliegen konnten, doch die Fähigkeit, durch die Luft zu gleiten, erworben haben.

Bei den Säugetieren werden wir in den Fledermäusen noch solche kennen



lernen, die, ähnlich wie die Vögel, fliegen können. Bei allen diesen Tieren dürfte es kaum zweifelhaft sein, daß sie von kletternden, gut springenden Baumbewohnern abstammen, bei denen sich Hautfalten zu einer Art Fallschirm oder Flughaut entwickelten. Auch für die Vögel hat man lange Zeit einen ähnlichen Ursprung angenommen. Aber bei ihnen ist nicht die Haut als solche zum Flugorgan geworden. Sie spielt dabei nur eine relativ untergeordnete Rolle. Vielmehr sind es gewisse Hautgebilde, die Federn, welche den wichtigsten Teil des Flügels bilden (vgl. S. 413). Haut und Knochen dienen nur als Träger und zum Bewegen und Zusammenhalten der Flugfedern. Diese Erwägungen haben neuerdings N o p c s a zu einer anderen Erklärung der Erwerbung des Flugvermögens der Vögel gebracht.

Dieser Forscher geht davon aus, Vögel von bipedal laufenden Sauriern herzuleiten, die bei dieser Lokomotion mit den Armen Schwingbewegungen ausführten<sup>1)</sup>. Diese Armbewegung führte zur Vergrößerung der hinteren Schuppen des Vorderarms. Die so vergrößerten Schuppen bildeten sich schließlich zu Federn um. Diese und die gesteigerte Bewegung führten dann zur Warmblütigkeit, welche auch erst allmählich erworben wurde, wie die Paläognathä mit ihrer niedrigen Temperatur zeigen.

N o p c s a stützt sich dabei auf den dreizehigen Fuß des Archäopteryx, der dem gewisser bipedal sich bewegender Reptilien und Säugetiere sehr

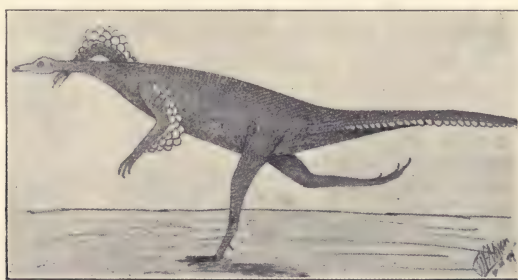


Fig. 278. Hypothetische Rekonstruktion eines reptilartigen Vorfahren der Vögel.  
(Nach N o p c s a.)

ähnlich ist. Und die verknöcherten Sehnen im zweizeilig befiederten Schwanz von Archäopteryx zeigen, daß dieses Organ, wie bei Dimorphodon oder Rhamphorhynchus, als Stützorgan benutzt wurde.

Dieser spring-laufende Reptilvogel (s. Fig. 278) mag dann angefangen haben im Gesträuch herumzuklettern. Er mag mit seinen langen Sprung-

<sup>1)</sup> Freilich ist die Figur N o p c s a s nicht ganz fehlerlos. Da es Vögel mit wohlentwickeltem Hallux gibt, kann er bei den Vorfahren der Vögel nicht schon rudimentär gewesen sein (D o l l o s ches Gesetz von der Nichtumkehrbarkeit einer einmal eingeschlagenen Entwicklungsrichtung). Auch erscheinen die Finger zu klein. Aber das Ganze gibt doch eine gute Vorstellung von der Art und Weise, wie sich der Vogelflügel herausgebildet haben kann.

beinen von Ast zu Ast gehüpft sein, wobei er die Arme wie manche Halbaffen im Sprunge nach vorn über den Kopf hielt, und sich dabei mit den Krallen seiner Finger, deren er noch drei freie hatte, an den Ästen festgeklammert haben mag, so daß den Vorderextremitäten eine große Bedeutung zukam. Sie erwarben dabei als Fallschirmeinrichtung die vergrößerten Schuppen, die Anfänge der Schwungfedern. Und dieser Reptilvogel mag jene eigenartige Sperrvorrichtung am Fuße erworben haben, wie wir sie schon kennen lernten (vgl. S. 399—400). Sie kann nur von kletternden Tieren erworben sein, denn nur für solche kann sie von Nutzen sein. Und sie ist wohl, da sie sich bei allen Vögeln findet, als eine Erbschaft von gemeinsamen Vorfahren aller Vögel anzusehen. Ihre Erwerbung braucht aber trotzdem nicht an den Anfang der Vogelwerdung gesetzt zu werden, da ja der dabei wirksame Mechanismus die ganze Haltung des Vogelkörpers voraussetzt. Allerdings vertritt Abel jetzt wieder den Standpunkt, die Vögel von kletternden Sauriern abzuleiten.

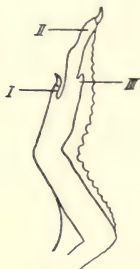


Fig. 279. Rechte Hand eines Nestjungen von *Opisthocomus hoazin*. (Nach Pyeraft aus Abel.)

I—III erste — dritte Zehe.

Daß ein solches kletterndes Zwischenstadium durchlaufen sein muß, zeigen auch die Jungen von *Opisthocomus hoazin* Müller, welche nicht nur die hinteren Extremitäten, sondern auch die vorderen zur Fortbewegung benutzen. Diese sind zum Klettern ganz besonders geeignet, weil die Finger einmal mit wohlentwickelten, gekrümmten Krallen versehen sind (s. Fig. 279) und weil ihr innerster und zweiter Finger vollkommen frei beweglich und der innerste zudem vollkommen opponierbar ist, wie unser Daumen. Auch sonst werden von den

jungen Schopfhühnern die Flügel zur Fortbewegung benutzt. Im Wasser schwimmen sie, indem sie die Flügel wie Flossen gebrauchen und sogar vorzüglich tauchen und unter Wasser schwimmen können. Die Alten haben diese Fähigkeiten verloren, wie ihnen ja auch die Krallen der Finger fehlen. Es scheint bei ihnen aber noch eine Schwäche der Sperrvorrichtung der Hinterfüße vorhanden zu sein, die vielleicht auch noch auf einen ursprünglichen Zustand der Schopfhühner deutet. Sie ruhen wenigstens, indem sie noch einen Teil der Brust auf den Ast legen und so den Körper unterstützen, und sie besitzen dazu an einer Stelle eine nackte, harte Hautswiele über dem darunter verbreiterten Brustbeinkamm.

Es mögen vielleicht sonst noch Klettereinrichtungen wie bei den jungen Schopfhühnern vorkommen. So hat Seth-Smith ganz kürzlich eine Daumenkrallen bei *Porphyrio melanotus* beschrieben. Er vermutet, daß die Tiere ebenso wie die Moorhenne damit im Gras und Gesträuch herumklettern.

Bau des Vogelflügels (vgl. S. 382—383). Bevor wir uns dem Flügel und seinen Problemen zuwenden, müssen wir das Organ dazu, den Flügel,



einer genauen Betrachtung unterziehen. Wir hatten schon gesehen, daß die einzelnen Abschnitte seines Knochengerüsts, wenn es ausgestreckt ist, in horizontaler Richtung ziemlich unbeweglich gegeneinander sind. Eine Bewegung in dieser Richtung kann nur im Schultergelenk stattfinden, das überhaupt eine große Bewegungsfähigkeit zuläßt. Ein dreieckiger Raum vorn zwischen Ober- und Unterarm wird durch die Flughaut (Patagium) eingenommen (Fig. 247 u. 280).

Die Hauptmasse der Flügelfläche liegt hinter dem Knochengerüst und besteht aus Federn. Wir unterscheiden an den Flügel Federn Schwungfedern und Deckfedern (s. Fig. 280).

Die Schwungfedern sind die längsten und wichtigsten. Sie haben beim

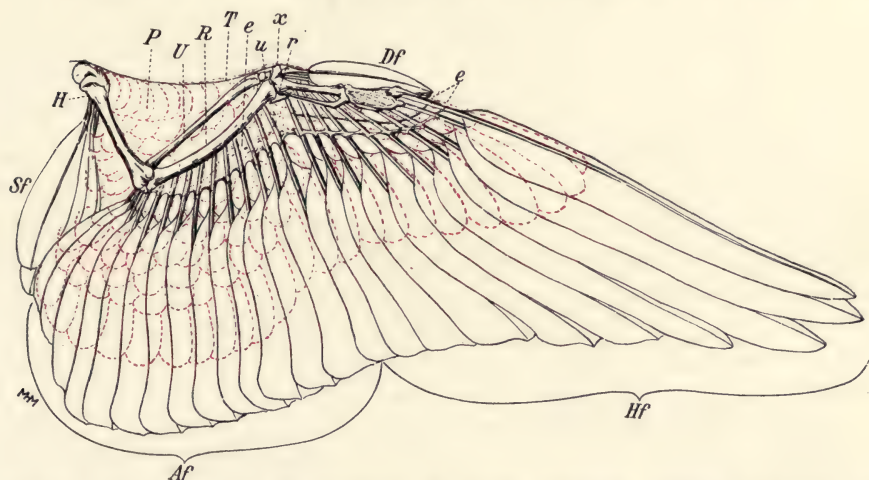


Fig. 280. Taubenflügel von der Unterseite, die unteren Deckfedern entfernt, die oberen rot punktiert (Orig.).

H Humerus; U Ulna; R Radius; u Ulnare; r Radiale; P Patagium; T Tensor patagii, zugleich Vorderarm des Patagiums; x Anheftungsstelle des Tensor patagii an der Handwurzel; Hf Handschwingen; Af Armschwingen; Sf Schulterfittig; Df Daumenfittig; e elastisches Band, in welchem die Schwungfedern stecken.

Flügel den Luftwiderstand auszuhalten. So sind sie auch am stärksten befestigt, und zwar am Knochengerüst. Man unterscheidet an ihnen je nach den knöchernen Teilen, an denen sie befestigt sind, Handschwingen oder Schwungfedern erster Ordnung, Armschwingen oder Schwungfedern zweiter Ordnung, und einen Schulterfittich, wozu noch der unbedeutende Daumenfittich kommt.

Die Armschwingen stehen zur Elle in einem annähernd rechten Winkel, die Handschwingen in je weiter nach außen um so spitzerem Winkel, so daß die äußerste fast in der Verlängerung des Knochens liegt. Die Handschwingen als äußerste haben beim Niederschlag des Flügels den größten Widerstand zu überwinden; dementsprechend sind sie auch am besten befestigt, indem sie auf Knötchen des Knochens sitzen.

Alle Schwungfedern sind besonders auf Druck von unten eingerichtet. Der hohle Schaft ist stark seitlich abgeplattet, so daß sein Querschnitt eine Ellipse bildet, deren längste Achse senkrecht zur Flügelfläche steht. Wo die Fahne beginnt, sind Ober- und Unterseite durch besonders dicke Horn tafeln verstärkt. Die Fahne selbst beginnt ziemlich hoch am Schaft. Sie besteht aus zweizeilig angeordneten, schräg nach der Spitze zu verlaufenden

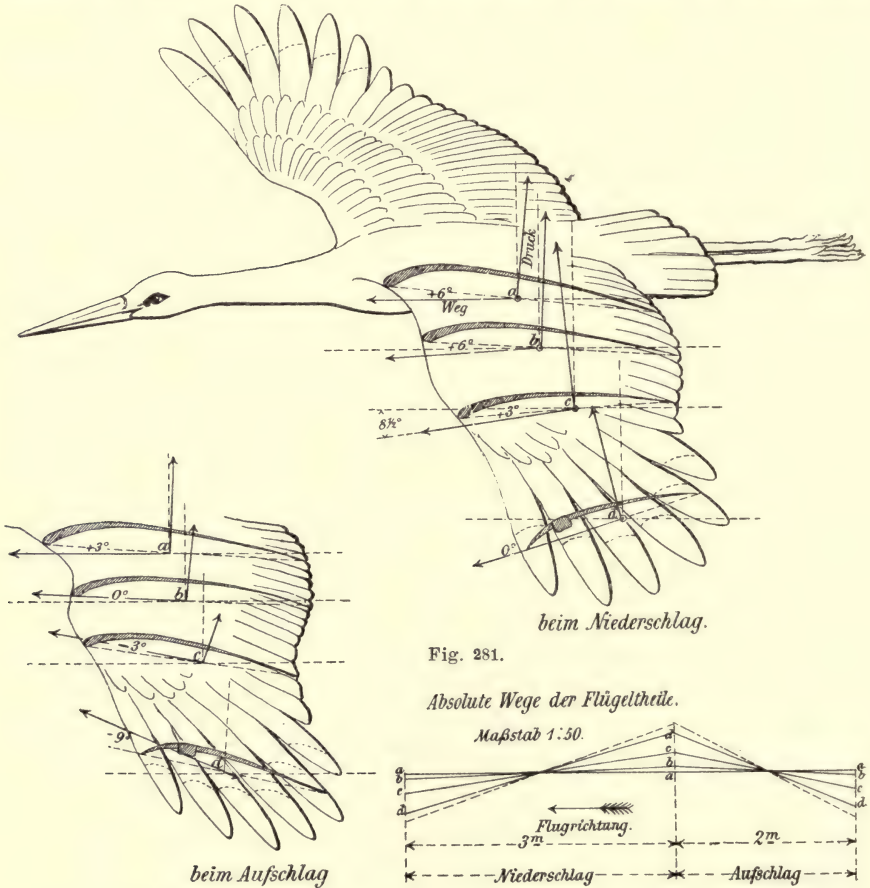


Fig. 281.

Absolute Wege der Flügeltheile.

Maßstab 1:50.

Fig. 283.

Fig. 281—283 zeigen die Veränderungen des Flügels eines Storches beim Fliegen. (Nach Lilienthal.)

Ästen, welche zweizeilig angeordnete Strahlen tragen. Diese sind durch feine Häkchen mit den Strahlen benachbarter Äste so innig verbunden, daß die ganze Fahne praktisch eine einheitliche, elastische, sehr leichte, für Luft undurchdringliche Fläche bildet. Auch die Äste sind höher als breit. Außerdem ist die ganze Feder konkav, indem sowohl der Schaft als die Fahne, d. h. Quer- und Längsrichtung der Feder, nach oben gewölbt sind. Dies trägt noch zu besonderer Festigkeit bei.



Die zwischen den Schäften der Schwungfedern entstehenden Lücken werden von oben und unten her durch Deckfedern ausgefüllt. Es bildet so der ganze Flügel eine für Luft undurchdringliche Fläche.

Damit nun der Vogel beim Heben des Flügels einen geringeren Luftwiderstand findet als beim Senken — denn nur so ist es möglich, daß er sich in die Luft erheben kann —, sind verschiedene Einrichtungen getroffen.

Die einfachste besteht darin, daß der Flügel beim Aufschlag etwas zusammengelegt wird, seine Oberfläche also verringert wird (s. Fig. 281—283 und 290).

Eine zweite besteht in der Anordnung der Schwungfedern (Fig. 280). Diese decken sich von der Schulter nach der Hand zu dachziegelartig, derartig, daß



Fig. 284 zeigt die Veränderung der Form des Vogelflügels bei einem Druck, der dem gleich ist, dem er beim Fliegen ausgesetzt ist. (Nach Lilienthal.)

die inneren stets die hintere Hälfte der äußeren bedeckt. Zudem ist, wenigstens bei den Handschwingen, der von dem Schaft nach außen gelegene Teil der Fahne schmaler als der innere, ja oft sind die äußeren Fahnen der äußersten Handschwingen an der Spitze noch durch einen Ausschnitt besonders verschmälert. So muß also ein von oben kommender Luftdruck auf die drehbar befestigten Federn so wirken, daß sie sich senkrecht zu ihm stellen. Dadurch entstehen zwischen ihnen Lücken, die die Luft frei passieren lassen. Daß beim Niederschlag die Federn wieder in ihre richtige Lage kommen,

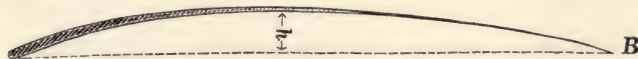


Fig. 285. Schematischer Querschnitt durch den Flügel eines gut fliegenden Vogels. (Nach Lilienthal.)

bewirkt ein elastisches Band, das hinter dem Knochengerüst mit ihm parallel die Spulen der Schwungfedern verbindet und bei Faltung des Flügels ge- lockert, bei Streckung gespannt wird (Fig. 280e). Der Luftdruck hilft dann die Federfahnen noch besonders fest aneinander pressen.

Als drittes das Heben des Flügels begünstigendes Moment haben wir die nach oben konkave Wölbung des Flügels anzusehen (s. Fig. 281—283 u. 285), welche Luft leicht abgleiten läßt. Durch die Elastizität der Federn wird sie noch verstärkt. Umgekehrt wird sie beim Niederschlag des Flügels abgeflacht. Es wird auch hierdurch die Fläche beim Heben verkleinert. Daß der Unterschied ein bedeutender ist, lehrt ein einfacher Versuch. Wir füllen nämlich den mit der Höhlung nach oben gedrehten, an der Schulter befestigten Vogelflügel mit soviel Sand, wie dem halben Körpergewicht des Vogels

entspricht, da ja der Vogel mit jedem Flügelschlag sein eigenes Körpergewicht durch den Luftdruck heben muß. Das Resultat zeigt Fig. 284.

Diese Wölbung und ihre Veränderungsmöglichkeit ist von größter Bedeutung. Aber der Flügel ist nicht in allen seinen Teilen gleich gewölbt (s. Fig. 281—283 und 285). Legen wir Querschnitte durch den Flügel, so sehen wir zunächst, daß der vor der Knochenachse liegende Teil stärker gewölbt ist als der dahinterliegende. Ferner erreicht die Wölbung selbst in der Gegend der Handwurzel ihre größte Höhe, nach außen davon wird sie immer schwächer, bis sie schließlich in der Gegend der Handschwingen gänzlich schwindet.

Hier ist der Flügel eben; diese Ebene bildet aber einen nach vorn offenen Winkel mit der Horizontale des übrigen Flügels, der nach außen zunimmt. Übrigens ist die Wölbung bei den verschiedenen Vogelarten verschieden. Bei gut fliegenden Vögeln ist sie gering, ihre Höhe beträgt  $\frac{1}{12}$ — $\frac{1}{15}$  der Flügelbreite, bei schlecht fliegenden, wie den Laufvögeln, ist sie sehr stark. Und auch Versuche mit künstlichen Flügeln haben gezeigt, daß stärkere oder schwächere Wölbungen als die des Vogelflügels für das Fliegen weniger günstig sind.

Diese Wölbung der Flügel ist auch die Ursache davon, daß der Vogel beim Flügelschlag vorwärtsgetrieben wird. Und tatsächlich vermag kein Vogel, der in einen senkrechten Schacht, z. B. einen Schornstein, gefallen ist, sich daraus zu erheben. Die vorn stärkere Wölbung bedingt ein Abfließen der Luft nach hinten, das den Vogel vorwärts treiben muß. Diese Wirkung der natürlichen Gestalt des Flügels wird noch dadurch verstärkt, daß beim Niederschlag der Flügel vorne gesenkt wird (s. Fig. 281, 282 u. 290), und daß, wie oben geschildert, durch die Elastizität des Hinterrandes der Flügel nach hinten abgeflacht wird. Es wird aber durch die Senkung des Vorderrandes auch die Flügelspitze in eine Richtung mit der Horizontalen gebracht, so daß der von vorn kommenden Luft bei der Vorwärtsbewegung eine möglichst geringe Angriffsfläche geboten wird.

Wird umgekehrt der Vorderrand des Flügels gehoben, so müssen die äußeren Teile auf die Fluggeschwindigkeit als Hemmnis wirken. Nun wird uns auch die Bedeutung dieser Teile klar. Denn daß sie zum Höhenflug nicht wesentlich beitragen, geht daraus hervor, daß bei völlig ausgestrecktem Flügel, also in der Niederschlagsstellung, bei vielen Vögeln die Enden der Handschwingen sperrig auseinanderstehen, also keine einheitliche Fläche bilden, so daß die Luft zwischen ihnen durchtreten kann. Auch zeigte Lilienthal durch das Experiment, daß eine Taube, der die Handschwingen in zwei Büscheln zusammengebunden waren, dadurch im Flug kaum behindert wurde.

Aus alledem folgt, daß die Hauptbedeutung der Handschwingen eine andere sein muß. Offenbar stellen sie einen Steuerapparat dar, der ähnlich



wie Ruder eines Schiffes durch Bremsen auf einer Seite schnell die Bewegungsrichtung ändert. Nun werden wir auch verstehen, warum gerade die gewandtesten Flieger, die wie z. B. die Schwalben auf der Jagd nach Insekten blitzschnelle Wendungen ausführen müssen, die längsten Handschwingen und spitzesten, schmalsten Flügel haben. Zur Verlängerung dieser Teile ist oft die Hand derartig verlängert, daß sie den Arm an Länge übertrifft.

Freilich hat das Auslaufen des Flügels in eine Spitze noch einen anderen Vorteil. Die Spitze läßt die durch den Niederschlag des Flügels entstehende Luftwelle allmählich in die ruhige Luft übergehen, so daß eine nachteilige Wirbelbildung in der Luft möglichst vermieden wird. Denselben Zweck



Fig. 286.



Fig. 287.



Fig. 288.



Fig. 289.

Fig. 286—289 sollen die Wirkung des Schwanzes als Steuer zeigen. (Nach Tydemann.)  
V Flügel. Erklärung s. Text.

dient natürlich die Auflösung in mehrere Spitzen bei Flügeln, deren Schwungfedern nicht zusammenhängen.

Die Verlegung des Steuerapparates in die Flügel ist deshalb nötig, weil sonst kein vertikales Steuer vorhanden ist. Der Schwanz mit seiner horizontalen Ausbreitung kann natürlich nur als horizontales, als Höhensteuer dienen. Wird der Schwanz horizontal ausgebreitet, so drückt die von den Flügeln nach hinten streichende Luftwelle von oben her auf den Schwanz, so daß der Vorderkörper aufgerichtet wird und der Vogel nach aufwärts fliegt (s. Fig. 286 u. 287).

Wird umgekehrt der Schwanz in die Höhe gehoben, so bildet er eine konische Fläche, unter welche die von den Flügeln erzeugte Luftwelle von unten her drückt (s. Fig. 288). Der Hinterkörper des Vogels wird gehoben. Es kann auch nach Bedürfnis eine Seite aufwärts, die andere horizontal gestellt sein (s. Fig. 289). So stellt sich der Schwanz auch als wichtiges Organ zur Erhaltung des Gleichgewichtes heraus. Es kann allerdings auch durch einen langen Hals und dessen Beweglichkeit schnell eine Schwerpunktverlegung und damit ein Erhalten des Gleichgewichtes erzielt werden. Und so haben Vögel mit langem Hals oft kurze Schwänze und umgekehrt.

Aber auch ohne diese beiden Organe hat der Vogel noch eine Einrichtung,

durch welche er die vertikale Richtung des Fluges ändern kann, in der großen Beweglichkeit des Schultergelenkes. Schiebt er den Flügel nach vorn, so wird der Vogel vorn gehoben, schiebt er ihn zurück, so wird er vorn gesenkt.

**Der Vogelflug.** Damit nun der Vogel fliegen kann, ist es nötig, daß er beim Niederschlag des Flügels eine Luftmasse verdrängen kann, deren Gewicht etwas größer ist als das des Vogelkörpers. Es muß deshalb größer sein, weil ja der Vogel beim Heben des Flügels wieder etwas an Höhe verliert. Um diesen Verlust möglichst klein zu machen, geschieht das Heben in viel kürzerer Zeit als das Senken. Zwischen beiden Geschwindigkeiten besteht ein Zeitunterschied, der etwa dem Verhältnis 2 : 3 entspricht. Übrigens sei hier ausdrücklich betont, daß der Vogel nur durch das Niederschlagen des Flügels gehoben wird, nicht etwa, wie man früher annahm, auch mit durch den Auftrieb der erwärmten Luft in den Luftsäcken. Dieser ist vielmehr so unbedeutend, daß er im Verhältnis zu dem Gewicht des Vogels kaum in Betracht kommt.

Es ist natürlich klar, daß ein großer Flügel eine größere Luftmenge verdrängt als ein kleiner. Diesen Nachteil muß ein kleiner Flügel durch eine größere Anzahl von Schwingungen ersetzen. So müssen die Alken mit ihren kleinen Flügeln eine große Anzahl sehr schnell aufeinanderfolgender Flügelschläge ausführen, so daß ihre Flügelbewegung an die der Propeller unserer Aeroplane erinnert, während unsere Krähen mit wenigen langsamen, „tragen“ Flügelschwingungen dahinschweben. Es sei dies durch einige Zahlen illustriert. Es macht pro Sekunde der Sperling etwa 13, die Ente 9, die Rabenkrähe 3—4, der Storch 2, der Pelikan  $1\frac{1}{6}$  Flügelschläge.

Da diese gleichmäßige Abwechslung von Auf- und Niederschlag des Flügels der Ruderbewegung gleicht, so hat man den so bewerkstelligten Flug als „R u d e r f l u g“ bezeichnet. Man hat nun vielfach geglaubt, daß der Ruderflug eine ganz besondere Kraftleistung erfordere, und hat dabei auf die besonders mächtig entwickelte Brustmuskulatur der guten Flieger hingewiesen. Dem scheint aber nicht so zu sein. So leistet beispielsweise ein 4 kg schwerer Storch nur 6,4 kg/m pro Sekunde während des Fluges, also nicht den zehnten Teil einer Pferdekraft.

Eine weit größere Arbeit dagegen leistet der Vogel beim Auffliegen. Wir wissen, daß viele Vögel sich überhaupt nicht vom Boden erheben können. Sie ruhen deshalb auf erhöhten Punkten und erhalten die zum Fliegen nötige Anfangsgeschwindigkeit, indem sie sich von dort herabstürzen, also im Bogen aufwärts fliegen. Andere Vögel, wie Störche, Kraniche, müssen einen langen Anlauf nehmen, um die nötige Anfangsgeschwindigkeit zu erhalten, und sie erheben sich meist nur gegen den Wind. Krähen und Raubvögel springen kräftig vom Boden ab. Allen sieht man aber die Anstrengung an, die ihnen die ersten Flügelschläge beim Erheben machen, bis





Fig. 290. Momentaufnahme eines fliegenden Kakadus, um die Bewegung und Gestaltsänderung des Vogelflügels im Fluge zu zeigen.  
(Nach Muybridge.)

sie erst eine größere Luftmenge unter sich haben. Die größere Kraftleistung folgt auch aus dem großen Ausschlag der Flügel (s. Fig. 291) beim Aufschlagen und aus der größeren Zahl der Flügelschläge am Anfang. So macht nach Marey die Möwe beim Auffliegen anfangs fünf, später nur drei Flügelschläge in der Sekunde. Es ist hierbei offenbar eine Kraftleistung nötig, welche die gewaltige Brustmuskulatur erklärlich macht, für welche auf dem Brustbein ein besonderer Knochenkamm als Ansatzpunkt nötig wurde. Auch sonst werden ja Kraftleistungen von den Vögeln erfordert, wenn sie z. B. senk-



Fig. 291. Ausschlagwinkel beim Flügelschlag einer Taube. (Nach Marey aus Hesse-Doflein.)  
a beim Abflug; b beim vollen Flug; c am Ende des Fluges.

recht aufsteigen wollen oder bei starkem Winde in der Windrichtung fliegen, oder wenn ein Raubvogel schwere Beute fortschleppen will.

Noch weniger Kraft als zu dem Ruderflug, den alle fliegenden Vögel ausüben können, gehört zu dem „Schwebeflug“, bei dem die Vögel ohne Flügelbewegung mit ausgebreiteten Schwingen dahinschweben.

Zwar bemerken wir schon bei vielen schnellfliegenden Vögeln, daß sie zeitweilig mit unbeweglich ausgespannten Flügeln dahingleiten. Aber dieses Schweben, bei dem der Vogel stets an Höhe und Schnelligkeit verliert, ist grundsätzlich verschieden vom Schweb- oder Segelflug. Hierbei braucht der Vogel weder an Höhe noch Schnelligkeit zu verlieren, sondern beides kann sogar steigen. Offenbar ist dazu eine besondere Organisation des Flugapparates nötig, da er nur von einer beschränkten Anzahl, und zwar ausschließlich größeren Vögeln ausgeübt werden kann.

Einer der neuesten Erklärungsversuche rührt von Tydemann her. Er nimmt an, daß es in bewegter Luft stets auf- und absteigende Strömungen gibt und daß den Vogel der Bau seiner Flügel befähigt, aus den aufsteigenden Strömungen den größtmöglichen Vorteil zu ziehen.

Um dies klar zu machen, nimmt er eine flügelähnliche Platte (ab) an, von ihm Planeur genannt, die die Fähigkeit besitzt, ihre Lage nach Bedürfnis zu ändern, wie ja der Vogel die Flügelstellung jeden Augenblick ändern kann (s. Fig. 292).

Sie bildet mit der Horizontalen HH einen mittleren Winkel  $\varphi$ . Wirkt nun auf ab eine aufsteigende Luftströmung W, so wird sie auf ihn eine Kraft ZE ausüben, die infolge der oberflächlichen Reibung und des Widerstandes des Planeurs etwas von der Normalen ZN abweicht.

Die Kraft ZE ist etwa gleich der Differenz zwischen dem Druck, der



an dieser Stelle gegen die Unterseite des Planeurs von der zusammengepreßten Luft ausgeübt wird, und dem Druck gegen die Oberfläche, welcher infolge der dort hervorgerufenen Senkung schwächer ist als der übrige Luftdruck rings umher. Dieser Druckunterschied, zusammen mit der oberflächlichen Reibung und dem direkten Widerstand, ergibt als Resultante  $ZE$ . Die Existenz von komprimierten und verdünnten Schichten ist experimentell festgestellt, und  $ZE$  erreicht eine beträchtliche Stärke, wenn der Wind groß ist.

Das Gewicht  $ZG$  ergibt zusammen mit  $ZE$  die Resultante  $ZV$ . Da der Planeur seine Stellung ändern kann, so kann angenommen werden, daß die verschiedenen Kräfte im Schwerpunkt angreifen und die Stellung von  $a$   $b$  eine derartige ist, daß  $ZV$  horizontal verläuft.  $ZV$  wird also dem Apparat eine Beschleunigung nach  $H$ , also in der dem Wind entgegengesetzten Richtung geben.

In der Lageänderung des Planeurs wird die Ursache bestehen, welche  $ZE$  entstehen läßt.  $ZV$  wird also eine fortdauernde treibende Kraft sein und der Planeur wird eine beschleunigte Bewegung annehmen. Aber von Zeit zu Zeit wird sich ein Wechsel der Lage des Apparates zeigen.

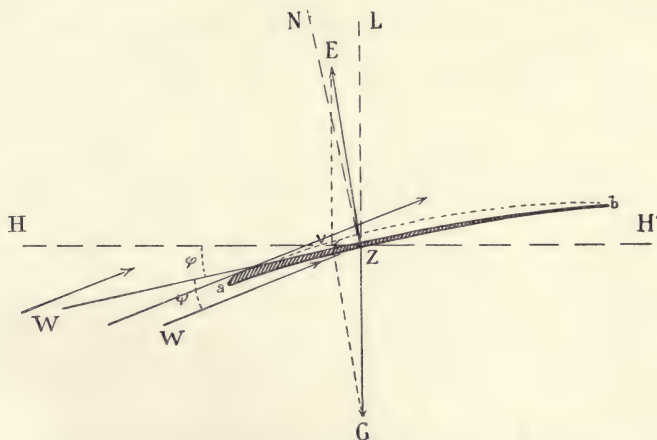


Fig. 292. Schema zur Erklärung des Schwebeflugs der Vögel. (Erklärung s. Text.)  
(Nach Tydemann.)

Wenn  $a$   $b$  eine Schnelligkeit in dem genannten Sinne hat, wird der Winkel, unter dem die Luft den Apparat trifft, kleiner; Richtung und Stärke von  $ZV$  wechseln. Da aber  $a$   $b$  seine Lage je nach Bedürfnis ändern kann, so kann dadurch die Änderung der Stärke und Richtung von  $ZV$  vermieden werden. Nimmt jedoch die Schnelligkeit zu, so muß auch der Winkel  $\psi$  wachsen. Die Zunahme der Schnelligkeit durch Verminderung der Steigung kann so lange erfolgen, bis  $ZE$  mit der Vertikalen  $ZL$  zusammenfällt. Dann kann keine Beschleunigung mehr erfolgen, die Be-

wegung ist eine gleichmäßige geworden und ein Gleichgewichtszustand ist hergestellt.

Die eben beschriebene Bewegung ist die eines in der Luft, entlang einer geneigten Ebene, fallenden Körpers, der jedoch vermöge der Luftströmung gewissermaßen horizontal gegen den Wind fällt.

Würde der Apparat seine Lage so einstellen, daß die Resultante  $ZV$  etwas über die Horizontale gerichtet wäre, so würde eben der Apparat steigen, oder wie sich Tydemann ausdrückt: „Der Planeur fällt, indem er sich gegen den Wind erhebt.“

So gibt uns diese technische Erwägung die Möglichkeit einer Erklärung für den Schwebeflug des Vogels; wir brauchen für den Planeur nur den Vogelflügel einzusetzen. Und tatsächlich können wir beim schwebenden Vogel häufig eine Änderung der Flügelstellung beobachten. Dazu kommen noch gewisse Feinheiten im Bau des Flügels, welche die Wirkung noch im einzelnen erhöhen. Darauf aber einzugehen, würde viel zu weit führen, es muß in dieser Beziehung auf die Arbeit von Tydemann verwiesen werden. Nur ein Punkt sei hier noch hervorgehoben. Bei allen Vögeln, die den Schwebeflug ausüben können, stehen die Spitzen der Handschwingen in der geschilderten Weise am Ende sperrig auseinander. Hierdurch muß ja, wenn wir den Bau der einzelnen Handschwingen mit dem elastischen Hinterrand berücksichtigen, die vorwärtstreibende Kraft verstärkt werden, da natürlich der Vogel auf die Luft drückt, so daß diese zwischen den Handschwingen, und zwar am elastischen, nach aufwärts biegbaren Hinterrand jeder einzelnen Schwinge, nach oben strömt. Und man sieht auch bei Vögeln während des Schwebefluges, daß die Stellung der Handschwingen fortwährend verändert wird.

Infolge der geringen Dichte der Luft vermag sich auch der Vogel viel schneller fortzubewegen, als irgendein anderes Tier. Allerdings hat man früher die Geschwindigkeit teilweise erheblich überschätzt. Für Brieftauben hat H. E. Ziegler aus den Beobachtungen festgestellt, daß ihre Eigenbewegung 1100—1150 m in der Minute beträgt; durch günstigen Wind kann sie bis auf 1950 m gesteigert, durch ungünstigen bis auf 500 m und weniger verringert werden. Für eine Schwalbe, die ein Antwerpener Taubenzüchter mit Brieftauben von Compiègne nach Antwerpen fliegen ließ, wurde eine größere Geschwindigkeit ermittelt. Sie legte den ganzen Weg von 235 km in 1 Stunde 8 Minuten zurück und kam 3 Stunden vor Ankunft der ersten Taube in ihrem Nest an. Ihre Durchschnittsgeschwindigkeit betrug also 58 m in der Sekunde und ihre Eigengeschwindigkeit wird, da ein Gegenwind von 2 bis 3 m herrschte, auf 60—61 m anzuschlagen sein.

Es scheint aber diese äußerste Geschwindigkeit nur in seltenen Fällen zur Anwendung zu kommen. Für den Wanderflug hat Thienemann



ausschließlich erheblich kleinere Größen erhalten. Danach beträgt die Eigengeschwindigkeit bei

	m pro Sekunde	km pro Minute	km pro Stunde
Corvus cornix . . . . .	13,9 <sup>1)</sup>	834	50,020
Corvus frugilegus . . . . .	14,5	870	52,200
Colaeus monedula . . . . .	17,1	1,026	61,560
Sturnus vulgaris . . . . .	20,6	1,236	74,160
Wanderfalke . . . . .	16,45	—	—
Sperber . . . . .	11,5	—	—
Fringilla coelebs und montifringilla . .	14,6	—	—
Chrysomitris spinus . . . . .	15,5	—	—
Acanthis linaria . . . . .			
Kreuzschnabel . . . . .	16,6	—	—
Larus fuscus . . . . .	13,8	—	—
Larus marinus . . . . .	13,9	—	—

Zu teilweise erheblich höheren Zahlen ist Spill gekommen, die sich allerdings nicht auf die Eigengeschwindigkeit, sondern auf mit dem Fernrohr tatsächlich beobachtete Zuggeschwindigkeiten beziehen. Er berechnete:

	m pro Sekunde	km pro Stunde		m pro Sekunde	km pro Stunde
Mauersegler . . .	24—62	223	Tauben . . . .	26	94
Möwen . . . . .	40—62	223	Nachtigallen . .	18—25	90
Eulen . . . . .	20—43	155	Pieper . . . . .	25	90
Drosseln . . . . .	8—36	130	Brachvögel . . .	22	79
Schwalben . . . .	24—35	126	Steinschmätzer .	22	79
Ammern . . . . .	7—35	126	Braunellen . . .	18—21	76
Kiebitze . . . . .	10—37	123	Würger . . . . .	16	58
Wachteln . . . . .	15—28	101	Bachstelzen . . .	9—14	51
Rotkehlchen . . .	6—28	101			

Wir sehen daraus, z. B. aus den Zahlen für Schwalbe und Taube, daß die Geschwindigkeit der wandernden Vögel, selbst die der schnellsten unter ihnen, nicht die größte überhaupt erreichbare Geschwindigkeit ist. Und die Eigengeschwindigkeit des jagenden Wanderfalken muß mindestens das Fünf- bis Sechsfache der von Thienemann für den Wanderflug angegebenen Zahlen betragen. Es geht daraus hervor, daß der Vogel ebensowenig imstande ist, auf längere Strecken die größtmögliche Geschwindigkeit zu entfalten, wie etwa ein Pferd dauernd galoppieren könnte. Auch ist die Eigengeschwindigkeit beim Wanderzuge nicht immer gleich; so waren

<sup>1)</sup> Mit vier Flügelschlägen.

nach Thienemanns Beobachtungen die Extreme bei *Corvus cornix* 16,85 m und 10,6 m pro Sekunde, was also einen Unterschied von 6,25 m ergibt. Diese wird dann, wie die Spillschen Zahlen zeigen, durch den Wind in günstigem oder ungünstigem Sinne beeinflusst.

### 13. Wanderzug.

Wir sind mit diesen letzten Ausführungen schon beim Wanderzug der Vögel angelangt, der uns vor eine Fülle interessanter und noch keineswegs gelöster Rätsel stellt.

Duncker löst in seiner wichtigen Arbeit über den Wanderzug der Vögel das ganze Problem in zwei Fragen auf: Wie zieht der Vogel? und: Warum zieht er?

Seit Schlegel, der sich zuerst eingehender mit unserem Problem beschäftigte, wird, ihm folgend, gerne unterschieden zwischen Standvögeln, die das ganze Jahr an ihrem Brutplatz bleiben, Strichvögeln, die nach Aufzucht der Jungen ein Nomadenleben führen, und Zugvögeln, die außerhalb der Brutzeit ein bestimmtes, fern von den Brutplätzen gelegenes Gebiet zu bestimmten Zeiten beziehen. Diese Einteilung hat aber nur bedingte Gültigkeit, denn ein Vogel kann an einem Ort Standvogel, an einem zweiten Strichvogel und an einem dritten Wandervogel sein. Brehm teilte dann die Zugvögel ein in solche, die nicht fliegen, ihren Weg also entweder zu Fuß, wie Rohrhühner, Wachtelkönig, Wasserrallen, oder schwimmend, wie Alken, Lummen, Seetaucher, zurücklegen und solche, die fliegend wandern. Die erste Kategorie, d. h. die der nichtfliegenden Wandervögel, ist heute wohl von den meisten Forschern aufgegeben. Bei den letzteren unterschied Brehm wieder Vögel, die nur am Tage ziehen, wie Tagraubvögel, Krähenarten, Spechte, Meisen, Lerchen, Schwalben usw., solche, die nur bei Nacht ziehen, wie Eulen, Würger, Schmätzer, Eisevögel, Ziegenmelker usw., und solche, die sowohl bei Tage wie bei Nacht ziehen: Bachstelzen, Pieper, Ammern, Seeschwalben, Möwen, Gänse, Schwäne u. a. Auch hierbei scheint eine strenge Scheidung nicht durchführbar zu sein. Außerdem läßt sich im allgemeinen sagen, Vögel mit großen Augen (Insektenfresser) wandern nachts, solche mit kleinen Augen (Körnerfresser) bei Tage. Doch wird offenbar die Wahl der Tageszeit durch Nebel, trübes Wetter, mondklare Nächte und anderes mehr beeinflusst.

Über die Wege der Wanderung war man lange Zeit völlig im unklaren. Man nahm an, daß die Vögel von da, wo sie sich gerade befanden, jeder für sich, d. h. „in breiter Front“, wanderten. Dieser Gedanke veranlaßte ja Middendorf zur Aufstellung seiner Isepiptesen, d. h. von Linien, welche die Orte gleicher Ankunftszeit verbanden. Und auch Gätke hat ihr gehuldigt. Aber schon war 1876 Pálén's grundlegende Arbeit erschienen,



welche für 19 Vögel den Nachweis lieferte, daß sie auf dem Wege zwischen Brüte- und Winterstationen keineswegs ohne Regel in beliebigen Richtungen oder etwa alle in derselben Richtung zögen. „Im Gegenteil, sie ziehen längs bestimmter Straßen, welche geographisch begrenzt sind, und welche von den nördlicher gelegenen Brütestationen zu den südlicheren Winterstationen in den verschiedensten Biegungen verlaufen. In den Gegenden neben diesen Wegen und zwischen denselben ziehen diese Vögel in der Regel nicht.“ Schon einige Jahre zuvor hatte S u n d e v a l für den europäischen Kranich diese Straßen erforscht. P a l m é n erkannte nun, daß von seinen 19 Vögeln immer mehrere dieselbe Zugstraße benutzten; so kam er zur Aufstellung von Zugstraßenkategorien und unterschied (vgl. Karte Fig. 293):

1. Pelagolitorale Zugstraßen. Sie führen nur an Weltmeeren entlang. Beispiele A und O der Karte. Beide beginnen an der Taimyrhalbinsel. A geht von da nach Westen entlang der Küste Asiens, Norwegens, Englands, wo sie sich teilt, Frankreichs und Spaniens nach Afrika. O führt von der Taimyrhalbinsel nach Osten um Kamtschatka und die Tschuktschenhalbinsel herum nach südlicheren Küstengebieten des Großen Ozeans.

Hierzu stellt P a l m é n als Unterordnung die glaziallitorale Zugstraße, welche von Osten nach Westen am Polareis entlang führt. A a der Karte.

2. Marinolitorale Straßen. Sie folgen den Küsten der großen und kleinen Meere. Beispiel B und G der Karte, welch letztere ähnlich wie O verläuft, aber Kamtschatka nicht mit einbezieht.

3. Submarinolitorale Straßen. Sie streben auf dem kürzesten Wege von Meer zu Meer, seien es auch nur große Binnenseen, und überfliegen dabei auch Land. Sie folgen gerne den großen Strömen. Beispiele dieser Straßen sind C, D, E und F der Karte.

Dazu kommen die fluviolitoralen Zugvögel, die Sumpf- und die Landzugvögel.

Diese Einteilung baute M e n z b i e r weiter aus, indem er sich namentlich den drei letzten Kategorien zuwandte, und kommt, indem er die glaziallitorale streicht, zu folgendem System, wobei gleich die namhaft gemachten Charaktervögel mit angeführt werden sollen.

### Vogelzugstraßen nach M e n z b i e r.

#### 1. Viae marino-litorales.

Sie verlaufen längs der Küste der Kontinente und schneiden diese höchstens auf kurzen Strecken und auch nur dort, wo große Seen liegen.

a) Viae pelagicae-litorales (= pelagolitoral Palmén), laufen längs der Küsten der Ozeane oder sogar quer darüber.

Charaktervögel: *Tringa maritima*, *Fuligula stelleri*, *Somateria spectabilis*, *Larus glaucus*, Alle alle.

b) Viae marinae-litorales (= marinolitoral Palmén), laufen längs der

Küsten der Ozeane, vorzüglich aber längs der Küsten der kleineren Meere, auf kürzere Strecken auch über Seen.

**Charaktervögel:** *Anser brachyrhynchus*, *Somateria molissima*, *Sterna macrura*, *Larus marinus*, *Stercorarius pomatorhinus*, *Uria ringvia*.

2. *Viae continentales et submarino litorales.*

Sie kreuzen die Kontinente und nehmen die Küsten, besonders auch der Binnenmeere hinzu.

c) *Viae submarino-litorales* (= *submarinolitoral Palmén*).

**Charaktervögel:** *Charadrius hiaticula*, *Oedemia nigra*, *Mergus serrator*, *Sterna macrura*.

d) *Viae submarino-fluvio-lacustres*, die Straßen am meisten gemischten Charakters, da sie Meeresküste, Fluß- und Seeufer benutzen.

**Charaktervögel:** *Haematopus ostrilegus*, *Avenaria interpres*, *Recurvirostra avocetta*, *Phalacrocorax carbo*, *Sterna caspia*, *Stercorarius parasiticus*, *Limosa lapponica*, *Bernicla ruficollis* etc.

e) *Viae fluvio-lacustres*, laufen längs der Fluß- und Seeufer, führen zur Überwinterung zu den nächsten Meeren oder nicht zufrierenden Seen.

**Charaktervögel:** Zahlreiche *Anas*- und *Totanus*-arten, *Fulica atra*, *Cygnus musicus*, *Anser ferus*, *Mergus albellus*, *Larus canus*, *Larus ridibundus*, *Larus minutus*, *Colymbus fluviatilis*.

f) *Viae fluvio-litorales*, führen die Flußufer entlang.

**Charaktervögel:** *Sterna hirundo*, *Sterna minuta*, *Charadrius curonicus*, *Tringa schinzii*, *Tringa temminckii*.

g) *Viae palustres*, richten sich nach Morästen und sumpfigen Wiesen.

**Charaktervögel:** *Gallinago major*, *Gallinago caelestis*, *Gallinago gallinula*.

h) *Viae continentales*, durchqueren in verschiedenen Richtungen die Kontinente und führen nur zufällig längs der Meeresküsten.

**Charaktervögel:** *Anser segetum*, *Anser arvensis* und die Mehrzahl der Landvögel.

Schon ein oberflächlicher Überblick über die Charaktervögel der Zugstraßen zeigt, daß im großen und ganzen eine Vogelart diejenige Zugstraße benutzt, welche durch Gelände führt, das mit dem Brutgebiet möglichste Ähnlichkeit hat. Nun ist aber der Vogel ein hochorganisiertes Wesen, das sich leicht verschiedenen Lebensbedingungen anpassen kann. Es gibt Schwimmvögel, die an Seen und an der Meeresküste brüten. So kommt es, daß die eben ausgesprochene Regel zahlreiche Ausnahmen hat. Es ist ferner daran zu denken, daß seit Entstehung der Zugstraßen geologische Veränderungen auch den landschaftlichen Charakter verändert haben.

*Sterna macrura* findet sich auf unserer Übersicht bei zwei verschiedenen Straßen. *Haematopus ostrilegus* benutzt in Westeuropa, Nordrußland und Finnland marinolitorale, in Südrussland und dem Schwarzen-Meer-Gebiet



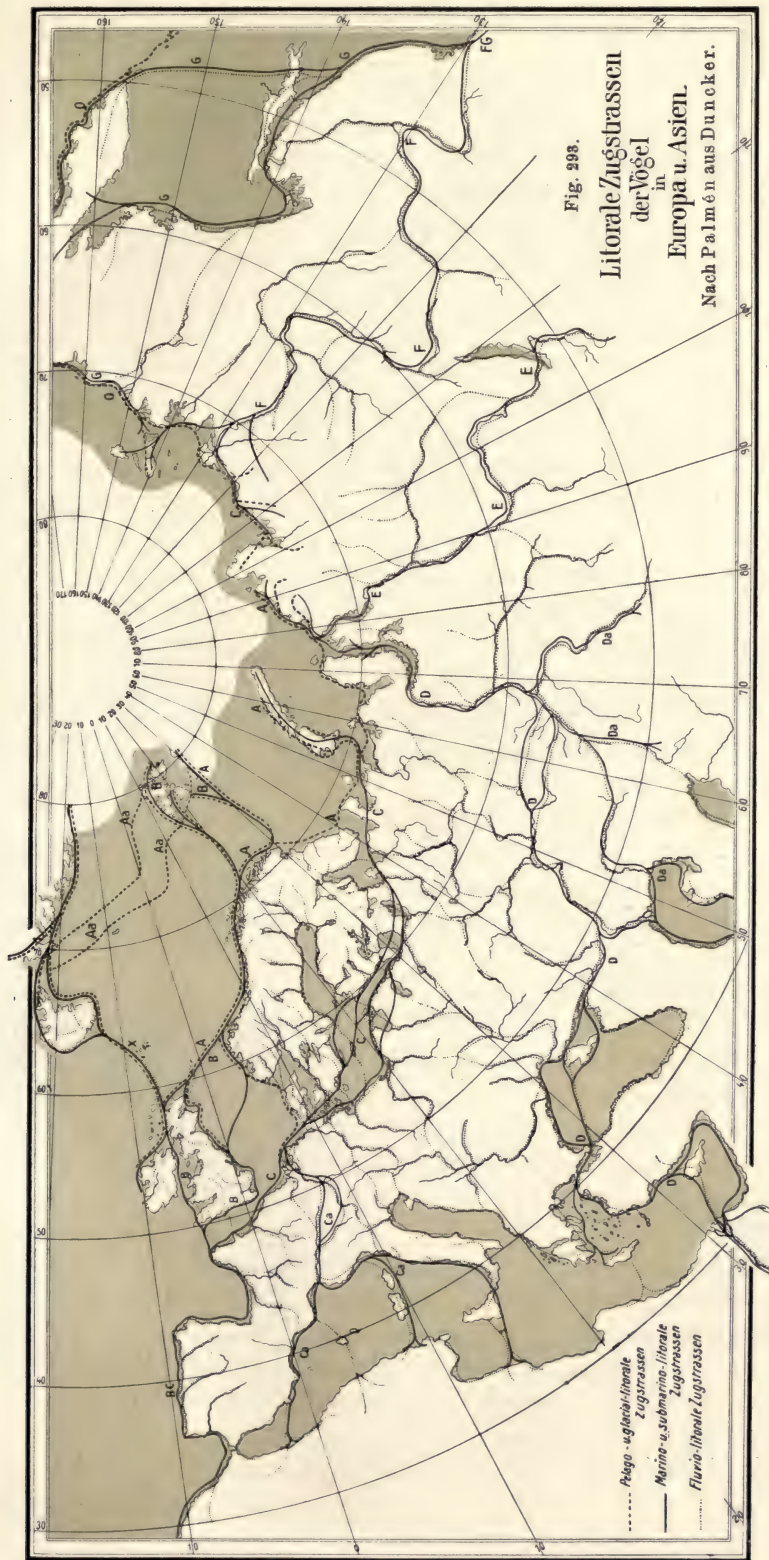


Fig. 293.

# Litorale Zugstrassen der Vögel in Europa u. Asien.

Nach Palmén aus Düncker.

submarinolitorale, in Ostrußland und den Uralgegenden fluviolitorale Wege. *Phalacrocorax carbo*, *Sterna caspia*, *Stercorarius parasiticus* ziehen sowohl auf fluviolacustren als marinolitoralen Straßen.

Mit wunderbarer, beinahe mathematischer Genauigkeit ziehen alle Individuen derselben Art auf genau denselben Straßen. *Sven Hedin*, der Ende Februar Gelegenheit hatte, den Zug der Wildgänse im Tarimbecken zu beobachten, berichtet darüber: „Bewundernswert sind diese Wildgänse, die die Geographie des Landes so gut kennen, als benutzten sie die vorzüglichsten Karten und Instrumente. Sie flogen stets in einer Reihe, folgten ein und derselben Linie, sausten an denselben Pappeln vorbei nach derselben Richtung hin. Wenn man sie in der Ferne schreien hörte, wußte man genau, bei welchem Baumzweige die erste des Zuges sichtbar werden würde. Ihr Ortssinn ist geradezu staunenerregend. Sie haben gewiß auf dem ganzen Wege unzählige Merkzeichen. Schon lange, ehe sie sich herabließen, senkten sie sich, wenn sie merken, daß der Lagerplatz nicht mehr weit ist. Einmal im Jahre machen sie die Reise von Indien nach Sibirien und zurück, eine Reise, die für einen Menschen ein ganzes Jahr erfordern und viele Mühe kosten würde.“

Von anderen Gegenden ist Ähnliches bekannt geworden. So hat *Bonomi* festgestellt, daß die Vögel im Etschtale nicht etwa in breiter Front wandern, sondern bestimmte Linien haarscharf einhalten. Auch den italienischen Vogelstellern ist dies bekannt. Und die an diesem „canale“ oder „filone“ liegenden Vogelherde besitzen einen ganz besonderen Wert. Auch in Thüringen gab es, solange dort der Vogelfang existierte, einzelne Herde, die besonders reiche Ausbeute brachten. Eine solche stark frequentierte Straße befand sich nach *Brehm* bei Oberhof. Und es scheint innerhalb der großen Straßen jede Art ihre eigenen Wege zu benutzen, so daß auf demselben Vogelherde auch immer dieselben Arten gefangen werden.

Bei manchen Arten scheinen diese Straßen aber auch einem gewissen Wechsel zu unterliegen, derartig, daß sie nicht jedes Jahr dieselbe Straße ziehen.

Nur selten finden wir während der Zugzeit außerhalb der Straßen einmal einen Zugvogel. Man nimmt an, daß es sich in diesem Fall um verschlagene „Irrgäste“ handelt.

Alle diese Zugstraßen führen von Norden nach dem Süden, wie die Karte zeigt, wenn auch nicht auf direktem Wege. Dieser Richtung stellen sich die quer dazu verlaufenden großen Kettengebirge der Alten Welt entgegen. Früher nahm man an, daß diese, wie die kleinen Gebirge, einfach überflogen würden. Man hatte namentlich unter dem Einfluß von *Gätké* die Höhe des Vogelzuges stark überschätzt.

Wir wissen jetzt, daß *Gätké* die Höhen, in denen er mit bloßem Auge noch Vögel erkennen wollte, viel zu groß angenommen hatte. Er glaubte



z. B. Sperber und Bussard als Punkte noch in 3300 m Entfernung wahrnehmen zu können. Daß dies ein Irrtum ist, hat v. L u c a n u s in exakten Versuchen nachgewiesen. Er ließ fliegend ausgestopfte Vögel von einem Fesselballon herabhängen und stellte folgende Grenzen der Sichtbarkeit fest<sup>1)</sup>:

	Nur noch als Punkt erkennbar in Höhe von m	Wird unsichtbar in Höhe von m
Weindrossel . . . . .	270	300
Sperber . . . . .	650—700	etwa 800—900
Saatkrähe . . . . .	750—800	1000
Bussard . . . . .	1000	—

Die Versuche fanden bei besonders günstigem, klarem Wetter statt und der Beobachter verfügte über eine doppelte normale Sehschärfe, nach dem internationalen Punktsystem gemessen. Es geht also hieraus G ä t k e s Irrtum deutlich hervor.

Ferner sind nach v. L u c a n u s bei aeronautischen Beobachtungen Vögel niemals über 1000 m wandernd getroffen worden. Nur ausnahmsweise steigen Vögel einmal höher, aber abgesehen von einem in der Höhe von 3000 m beobachteten Adler ist kein Vogel über 2000 m gesichtet worden. Die höchsten Höhen sind eine Lerche in 1900 m, Rabe und Krähe in 1400 m. Auch wo Vögel im Luftballon in größere Höhen, 800 m und darüber, mit hinaufgenommen und dann freigelassen wurden, richteten sie ihren Flug sofort der Erde zu.

Daraus zog v. L u c a n u s den Schluß, daß Vögel nie in größeren Höhen wandern. Er stützt ihn noch durch einige andere Beobachtungen, die er in Rossitten gemacht hat. Es liegen nach seiner Ansicht auch gar keine Ursachen für die Vögel vor, höher zu steigen, denn die größte und beste Fernsicht liege in Höhen unter 1000 m, da darüber störende Reflexe weites Sehen vereiteln.

Aber S p i l l, der mit einem Fernrohr exakte Messungen ausgeführt hat, die ich hier folgen lasse, kam zu anderen Resultaten und hat sich so zu der herrschenden ornithologischen Anschauung in Widerspruch gesetzt. Wenn dabei keine Vögel unter 638 m beobachtet wurden, so lag das am Fernrohr, welches keine Beobachtungen in geringeren Höhen gestattete. S p i l l erhielt folgende Höhenzahlen:

<sup>1)</sup> Freundliche mündliche Mitteilung des Herrn Rittmeisters v. L u c a n u s.

Art	Zahl der Beobach- tungen	Größte Flughöhe in Metern	Geringste Flughöhe in Metern
Mauersegler . . . . .	3	4731	1171
Möwen . . . . .	3	4137	1311
Brachvögel . . . . .	1	3287	—
Drosseln . . . . .	10	2913	967
Kiebitze . . . . .	4	2450	1374
Rotkehlchen und andere Sänger . . .	11	2307	692
Wachteln . . . . .	3	2141	1227
Ammern . . . . .	6	2116	883
Schwalben . . . . .	3	1878	816
Bachstelzen . . . . .	2	1807	638
Nachtigallen . . . . .	4	1801	892
Eulen (?) . . . . .	3	1765	1240
Tauben . . . . .	1	1762	—
Würger . . . . .	1	1683	—
Steinschmätzer (?) . . . . .	2	1403	1138
Pieper . . . . .	1	1144	—
Braunellen (?) . . . . .	2	787	699

Nach der Flughöhe in Gruppen verteilt ergeben sich folgende Resultate:

Höhe in Metern	Anzahl der Beobachtungen	Anzahl der Vögel	In Prozenten
bis 1000	14	196	11,65
1000—1500	20	325	19,31
1500—2000	15	685	40,70
2000—3000	8	454	26,97
3000—4000	1	7	0,42
4000—5000	2	16	0,95

Es geht daraus hervor, daß der Vogelzug auch für ein und dieselbe Art durchaus nicht immer in gleicher Höhenlage vor sich geht, daß ferner Höhen über 3000 m zu den Ausnahmen gehören. Die Mehrzahl der Vögel wandert in Höhen unter 2000 m. Stets aber wandert der Vogel unterhalb der Wolken, wie die schon zitierten Untersuchungen v. L u c a n u s' zeigen, weil er über den Wolken die Orientierung verliert. Und so werden die Spillschen Zahlen nicht nur von Ornithologen, sondern auch von Astronomen, wie ich aus brieflicher Mitteilung weiß, mit sehr mißtrauischen Augen angesehen.

Es ist ja schließlich auch unverständlich, was ein Vogel in solchen gewaltigen Höhen suchen sollte, da die beste Fernsicht, wie v. L u c a n u s



ausführte, um 1000 m Höhe herum liegt. Da aber Spill bisher meines Wissens öffentlich noch keinen Widerspruch erfahren hat und er, wie er brieflich mir mitgeteilt, bei seinen weiteren Beobachtungen noch größere Höhen festgestellt haben will, glaubte ich die Zahlen hier mitteilen zu sollen.

Bei der Höhenlage, wie sie die Mehrzahl der Ornithologen annimmt, scheint es plausibel, daß den Vögeln die Alpen als ein wesentliches Hindernis erscheinen. So suchen die Vögel nicht erst mühsam nach Pässen, durch die sie passieren könnten, sondern sie umgehen die Alpen, entweder westlich auf der Senke zwischen Jura und Alpen, auf der Rhein-Rhone-Straße, oder östlich der Donau folgend. Nur die Zugvögel, welche ihre Brutplätze zwischen Donau und Alpen haben, benutzen die Alpenpässe, von denen Julier, Splügen und Brenner eine größere Rolle spielen. Ganz wenige Hochflieger, wie Graugans, Störche, einzelne Kraniche und Saatgänse überfliegen auch die Alpen direkt. Ähnlich wie in den Alpen verhält sich auch der Vogelzug an den übrigen Hochgebirgen der Alten Welt. So hat Sven Hedin in den Hochgebirgen Tibets nur die Gänse beim Wanderzug gesehen. Bei den anderen Vögeln sind es wohl die Kälte, die geringe Dichtigkeit und der geringe Sauerstoffgehalt der Luft, sowie die Behinderung des freien Ausblicks, welche sie lieber die Hochgebirge umgehen als überfliegen lassen.

Auch finden wohl die wenigsten Vögel in den Hochgebirgen Bedingungen, die ihren Brutplätzen entsprechen.

Ebenso wie die Gebirge wirken auch die Wüsten auf den Vogelzug. Die Anhäufung so zahlreicher nordischer Zugvögel im Niltal ist wohl auf den Einfluß der Sahara zu schieben. Und alle Vogelzugstraßen, die nach den südlichen Teilen Afrikas führen, umgehen die Wüste im Osten oder Westen. Immerhin finden sich auch in den Oasen Südalgeriens und Südtunesiens Vögel auf den Wanderzügen.

Wenn auch nicht viele Vögel den Äquator überfliegen mögen, so tun es doch einige. Der Zug der Störche, der heute wohl ziemlich geklärt ist, geht von 55° n. Br. bis zum 30° s. Br. Sie wandern von Rossitten längs des Odertales über Palästina nach Ägypten, hier längs des Niltales nach Transvaal ins Kapland und zum Ostrand der Kalahari. Die größte von einem Ringstorch bisher nachgewiesene Strecke beträgt 9600 km. Auch unsere beiden verbreitetsten Schwalbenarten überwintern in Südafrika.

Und Reichenow berichtet gar von Enten (*Anas acuta americana*, *A. carolinensis*, *Nyroca vallisneria*), die jährlich vom nordwestlichen Nordamerika (Alaska) die Marschallinseln besuchen, also über 50 Breitengrade durchwandern, ohne auf Land zu treffen. Sie überwintern sogar dort noch nicht einmal. Ihr Winterquartier ist unbestimmt. Und Reichenow vermutet es irgendwo im Meere Polynesiens.

Das sind aber Ausnahmen, die Mehrzahl unserer Vögel überwintert in

Nordafrika und geht in Ägypten, wo sie sich im Winter in besonders großer Zahl einfinden, etwa bis zum Sudan. Andere gehen bloß bis Südeuropa oder gar nur bis zu uns, wie Bergfink, Schneeammer, Weindrossel und zahlreiche nordische Schwimmvögel. Man darf aber nun nicht annehmen, daß im Winter eine gleichmäßige Verschiebung der Vogelwelt von Norden nach dem Äquator zu stattfindet. Vielmehr wandern manche nördliche Arten weiter nach Süden als ihre südlichen Verwandten. Dies „Überwandern“ ist aber keineswegs eine allgemeine Regel.

Auf dem Zuge nach den Brutplätzen, dem Rückzuge, werden nun nicht etwa dieselben Straßen benutzt, wie auf dem nach den Winterquartieren. Denn da er viel schneller geht, ist er auch von Futterplätzen weit unabhängiger. Es scheint, daß er oft die Umwege, die der Zug nach Süden macht, abschneidet. Aber es läßt sich das nicht mit Bestimmtheit sagen, da die Zugstraßen zu den Brutplätzen noch weniger erforscht sind, als die in umgekehrter Richtung führenden. Aber daran, daß viele Vögel beide Male einen anderen Weg einschlagen, kann nicht gezweifelt werden, da gewisse Arten an einem und demselben Platz entweder nur beim Hinzug oder nur beim Rückzug beobachtet werden. Diese Tatsache war schon den alten Vogelstellern bekannt, und auch noch heute weiß man in Italien, daß die im Frühjahr ergiebigsten Vogelherde es nicht auch im Herbst sind. Während im Herbst auf den Cykladen die Wachteln massenweise gefangen werden, bemerkt man im Frühjahr nichts von ihnen. *Limosa rufa* zieht im Frühjahr in ungezählten Scharen durch den unteren Ural, während sie im Herbst nur vereinzelt dort beobachtet wird. *Alléon* und *Vian* sahen im Herbst am Bosphorus niemals Reiher oder schwarze Störche, die sie im Frühjahr so zahlreich beobachtet hatten. Dies sind nur wenige Beispiele für eine Tatsache, die schon der alte *Gätke* in Helgoland festgestellt hatte.

Man darf nun keineswegs annehmen, daß diese Wanderung in einem Zuge geschieht, wie dies z. B. *Gätke* für den virginischen Regenpfeifer und das rotsternige Blaukehlchen tat, eine Annahme, die ihn ja auch zur starken Überschätzung der Schnelligkeit des Vogelzuges veranlaßte. Für den virginischen Regenpfeifer hatte *Gätke* angenommen, daß er von seinen Brutplätzen in Labrador nach Brasilien, wo er überwintert, also eine Strecke von 5500 km, direkt über das Meer, natürlich ohne auszuruhen, fliege, eine Angabe, die sonderbarerweise sich selbst noch in einem neueren biologischen Werk findet, während wir doch wissen, daß die auf den Bermudas beobachteten Exemplare von *Charadrius fulvus* Irrgäste sind und die Wanderstraße längs der amerikanischen Ostküste führt. Auch beim rotsternigen Blaukehlchen, das in einer Nacht von Ägypten nach Helgoland fliegen sollte, ging *Gätke* von falschen Voraussetzungen aus. Während er glaubte, daß es im übrigen Europa kaum vorkäme, hat *Helm* gezeigt, daß es hier doch erscheint. Dann hat aber *Kleinschmidt* nachgewiesen,



daß wir von *Erithacus rubecula* L. zwei Unterarten zu unterscheiden haben, und daß die von G ä t k e in Helgoland beobachtete Form gar nicht die in Ägypten überwinternde sei. Es sei vielmehr eine in den alpinen Gegenden Norwegens brütende Form, die anscheinend in Spanien und Westafrika den Winter zubringe, welche nach Helgoland komme.

Es wird also wohl kaum ein Zugvogel sein Wintergebiet vom Sommerwohnplatz in einem Zuge erreichen. Bei der oft großen Entfernung beider und dem relativ langsamen Wandern (s. unten) ist dies auch wohl kaum anzunehmen. Es müssen sich die Vögel vielmehr unterwegs ausruhen. Diese Aufenthalte nennt man Stationen, und man unterscheidet nach H o h m e y e r Raststationen und Sammelstationen, denen P a l m é n noch Zwangstationen hinzufügte.

Eine der bekanntesten Raststationen ist Helgoland, wo ja G ä t k e seine Beobachtungen machte. Er schreibt darüber in seinem berühmten Buch „Die Vogelwarte Helgoland“: „Wenn gegen Mai das Wetter besonders günstig ist, strömen während der Nachtstunden die meisten der oben genannten Arten in unabschätzbarer Zahl, eine große Wandermasse bildend, hier rastlos überhin und vorbei — manche vereinzelt, andere nach Arten in kleineren und größeren Gruppen vereint, der fernen Heimat zustrebend. Um die Zeit des Sonnenaufgangs und während der frühen Vormittagsstunden unterbrechen jedoch Tausende und aber Tausende dieser Vögel ihre Reise, manche auch bei Sonnenuntergang, um einige Stunden auf Helgoland zu verweilen. — — — Manche von ihnen lassen sich schon, während es noch dunkelt, auf den Feldern nieder und sind, wenn es hell geworden ist, zu Tausenden da; anders ist es z. B. mit den Blaukehlchen, die kurz vor Sonnenaufgang eintreffen, und den Wiesenschmätzern, die erst ankommen, wenn es Tag geworden, von wo an sich ihre Zahl fortwährend und so auffallend steigert, daß gegen zehn Uhr vormittags nicht allein alle Weideplätze, alle Felder und Gärten der Insel überschüttet sind von Schafstelzen, Rötlingen, Stein- und Wiesenschmätzern, Blaukehlchen, Laubvögeln und Schilfrohrsängern, sondern auch das Geröll am Fuße des Berges namentlich von Stein- schmätzern wimmelt und auch das Gesträuch und der Sandhafer der Düne Tausende, besonders Sylvinen, birgt.“

Auf dem Zug nach Süden machen die Vögel meist länger Station als auf dem nach Norden. So schreibt H a b i z l über seine Beobachtungen in der Gegend von Astrachan: „In der Mitte August kommt alle Jahr aus den oberen Gegenden der Wolga der Turmfalke an, er bleibt bis in den September und zieht dann weiter südlich. — — — Es kommen aus Norden die bunte und die rotfüßige Nordgans; sie bleiben einen Monat und ziehen dann weiter gegen Süden.“

Dieser Unterschied zwischen den Zügen zum Brutplatz und zum Winterquartier ist allgemein bemerkt. Auf dem letzteren bummelt

der Vogel, sich überall Zeit lassend, auf dem ersteren eilt er, so schnell er kann.

Allerdings gibt es auch hiervon Ausnahmen. Bekanntlich zieht die Schnepfe zur Freude der Jäger nur langsam nach Norden, indem sie sich an zusagenden Plätzen dabei wochenlang aufhält.

Auch sonst kommen zwischen Herbst- und Winterzug Unterschiede vor. So berichtet *Audubon*, daß *Dolichonyx oryzivora* L. im Frühling ausschließlich bei Nacht wandere, im Herbst bei Tage.

Bevor die Vögel sich auf die Wanderschaft begeben, pflegen sie sich zusammenzutun. „Im Herbst,“ sagt *Menzbier*, „wenn die Jungen ausgewachsen sind und die erste Winterbefiederung angezogen haben, fangen die Familien, die bis dahin einzeln gelebt haben, an, sich in Trupps zu sammeln, die anfangs nicht groß sind, aber nachher immer größer und größer werden. Sie fangen ein nomadisches Leben an, verlassen die Nistplätze und sammeln sich schließlich an besonders futterreichen Plätzen, wo sie noch eine Zeitlang bleiben, bis sie endlich nach den Winterquartieren abziehen. Das Nomadenleben dient als Vorbereitung für den eigentlichen Winterzug.“

Es sind ja auch jedem von uns die großen Ansammlungen der Schwalben, Stare, Störche, Kraniche im Herbst bekannt. Diese Schwärme pflegen gewöhnlich noch eine Zeitlang an ihrem Sammelort herumzufliegen, bis sie dann plötzlich eines Tages verschwunden sind; sie sind nach der Winterherberge gezogen. Diese Ansammlungen sind ja natürlich auch dem Volk aufgefallen, das von gemeinsamen Flugübungen, Beratungen über die günstigste Zeit des Aufbruches, Storchengerichten spricht, bei denen die zum Flug Unfähigen getötet werden. Was daran wahr ist, ist immer noch nicht entschieden. Sicher dürfte für die Wahl der Sammelplätze großer Futterreichtum maßgebend sein. So kommt es denn, daß sich die Vögel einer Art immer an bestimmten Plätzen treffen. So versammeln sich nach *Kobelt* die Störche der Rheinebene jährlich bei Basel. Hierhin kommen auch die des Maines und der Wetterau, die sich zuvor auf einer Wiese bei Königstedten vereinigt haben.

Hier dürfte dann wohl günstiges Wetter für die gemeinsame Reise abgewartet werden.

Ob bei der Rückwanderung an den Winterplätzen auch derartige Versammlungen stattfinden, wissen wir nicht. *Brehm*, der über das ägyptische Vogelleben und die Sehnsucht, welche die europäischen Vögel dort in der Frühjahrszeit nach dem Norden ergreift, eingehend berichtet, weiß nichts davon. Trotzdem läßt aber das gemeinsame Eintreffen und Wandern großer Schwärme auch ein gemeinsames Aufbrechen vermuten. Sollte es also in Afrika keine Sammelplätze geben, so müssen wir an gemeinsames Überwintern von Landsmannschaften denken. Dies scheint auch *Kobelt*



anzunehmen, wenn er sagt: „Es erfolgt also der Aufbruch nach der Heimat auch für dieselbe Art nicht auf einmal, so daß etwa die ganze Masse sich nordwärts wälzte und in Etappen weiterginge. Wenn die italienischen Schwalben aufbrechen, bleiben die deutschen noch ruhig im Winterquartier, und die nordischen lassen wieder die deutschen abziehen, ohne an Mitreise zu denken. Sie müssen ganz bestimmt wissen, daß in ihrer Heimat die Verhältnisse noch lange nicht so sind, daß sie dort existieren können, und warten geduldig ihre Zeit ab. Ich muß gestehen, daß dieses gruppenweise Aufbrechen mir eine der merkwürdigsten und rätselhaftesten Erscheinungen bei dem ganzen Vogelzug ist.“ K o b e l t kommt zu dieser wohl richtigen Anschauung deshalb, weil die Schwalben in Bozen schon vor Mitte März erscheinen, ihr Durchzug nach Skandinavien in Helgoland erst Ende Mai beobachtet wird, in Malta aber gar noch bis Mitte Juni nach Norden ziehende Schwalbenscharen gesehen werden.

Es scheinen übrigens nicht alle Vögel Sammelstationen zu besitzen. Sie fehlen z. B. den Insektenfressern. Auch die Wachtel, deren Zug überhaupt viel abweichende und noch rätselhafte Erscheinungen bietet, bricht einzeln auf und sammelt sich erst unterwegs zu großen Scharen, bis sie sich an den Spitzen der Halbinseln des Mittelmeeres in großen Mengen anhäufen, um es dann bei günstigem Wetter gemeinsam zu überfliegen. Bei Ermüdung sollen die flugschwachen Vögel sogar imstande sein, sich auf dem Wasser auszu-ruhen. Ob die Wachteln, wie vielfach angenommen, tatsächlich zu Fuß wandern, erscheint wohl mehr als zweifelhaft.

Als besonderes Rätsel erschien es immer, wie denn die wandernden Vögel ihren Weg finden. Besonders für die Jungen konnte man sich dies gar nicht erklären, da sie ja vielfach getrennt von den Alten reisen sollten. Es blieb da nur die Annahme, daß die Jungen von einem wunderbaren Zuginstinkt geleitet würden. Noch K o b e l t hatte an der Tatsache nicht gezweifelt, D u n c k e r steht ihr schon skeptisch gegenüber und neuerdings wird sie von H e l m und E c k a r d t jedoch einfacher erklärt. „Wenn vom Kuckuck auch die Alten viel früher reisen als die Jungen,“ führt der letztere aus, „so kennt ja der Kuckuck seine Eltern gar nicht, er wandert vielmehr im Herbst mit den Pflegeeltern.“ Freilich ist dem entgegenzuhalten, daß Zaunkönige, die sich der Kuckuck ebenfalls gern als Pflegeeltern aussucht, überhaupt nicht wandern. Und wenn bei den Störchen auch Scharen Junger früher reisen als die Alten, so könnten sie doch, nach E c k a r d t, von den zahlreichen alten Einsiedlern geführt werden. Für Gänse und Kraniche scheint es sicher zu sein, daß sie nur unter der Führung ihrer Eltern wandern. Wenigstens ziehen, nach H e i n r o t h, die flugfähigen Jungen dieser Arten, deren Eltern flugunfähig sind, und die auf Parkteichen gehalten werden, selbst in späteren Jahren nicht. Übrigens wandern meistens Junge und Alte gemischt. Schließlich wandern ja überhaupt oft verschiedene

Arten vereint miteinander. Als fernerer Beispiel führt E c k a r d t die Schwalben an. Im Herbst 1905 verspätete sich infolge ungünstiger Witterung die zweite Schwalbenbrut. Als nun die Schwalben abzogen, war jene noch nicht flugkräftig genug, um folgen zu können. Und als später besseres Wetter eintrat und die Vögel dieser Brut hinreichend gekräftigt waren, konnten sie gleichwohl den Weg nach Süden nicht antreten, da sie ihrer Führer beraubt waren.

Bei günstigem Wetter und an geschützten Stellen vermögen sich derartig zurückgebliebene Tiere noch recht lange in den Winter hinein zu erhalten. So hat man manchmal an einzelnen Orten noch bis in den Dezember hinein Schwalben beobachtet. Solche Individuen haben dann Veranlassung gegeben zu der Annahme eines Winterschlafes der Schwalben. Von anderen Zugvögeln verstehen es sogar einzelne Individuen, sich an geschützten Stellen den ganzen Winter hindurch zu erhalten, wie das z. B. von Schnepfen bekannt ist.

Nachdem wir so die wichtigsten Tatsachen des Vogelzuges kennen gelernt haben, wollen wir eine biologische Würdigung versuchen. Wenn wir dies tun, so müssen wir dabei verschiedene Tatsachen im Auge behalten.

1. Die Vögel wandern nicht allein, sondern es tun das auch andere Tiere.
2. Es findet ein Vogelzug nicht nur auf der nördlichen Halbkugel statt, sondern auch auf der südlichen, wo die Vögel Südaustraliens, Südafrikas, Südamerikas in entsprechender Weise wandern.
3. Alle Vögel, die wandern, überwintern an Plätzen, die dem Äquator näher liegen als die Brutplätze.

Wenn wir die Ursachen des Vogelzuges erklären wollen, müssen wir auch die Züge der übrigen Tiere mit berücksichtigen. Bei allen Wirbeltieren kommen solche vor. Relativ einfach liegen die Verhältnisse bei den Landwirbeltieren, wo sie, wie bei den Schildkröten, Renntieren usw., in direkter Abhängigkeit von den Lebensbedingungen erscheinen. Sie können somit in direkte Parallele gesetzt werden zu den Erscheinungen bei unseren Strichvögeln, die eben nach vollendeter Brut auf der Suche nach der Nahrung zu nomadisieren anfangen. Besonders klar liegen die Verhältnisse dort, wo tägliche größere Wanderungen unternommen werden, wie es P a s s a r g e aus der mittleren Sahara vom Namakwafeldhuhn berichtet, das im Sandfeld einzeln oder in Paaren lebt, aber in Völkern von hundert bis tausend Köpfen zum Wasser kommt. „Sie müssen sich also während des Fluges zum Wasser sammeln und nach dem Trinken wieder zerstreuen.“ Dies Sammeln in großen Schwärmen geschieht wohl der Sicherheit wegen, da an den Trinkstellen ja immer Gefahr von dem dort lauenden Raubzeug droht. Manche dieser Vögel müssen bei diesen Flügen große Strecken zurücklegen. P a s s a r g e beobachtete Namakwafeldhühner 25 Meilen von jedem Wasser, meint aber, daß noch größere Entfernung in Betracht käme.

Werden die Striche der Vögel größer, so führen sie zum zeitweiligen



Erscheinen großer Schwärme von fremden Vögeln. Sie ähneln dann den Zügen der Lemminge, Eichhörnchen usw. So erscheinen von Zeit zu Zeit bei uns in großen Mengen die Seidenschwänze oder die Tannenhäher. Die letzteren werden, ähnlich wie die Eichhörnchen, durch Mißraten der Zirbelnüsse in ihrer Heimat zu massenhaftem Wandern gebracht. Jedoch ist der Zusammenhang wohl so zu verstehen, daß günstige Erträge der Zirbelkiefer eine starke Vermehrung der Tannenhäher verursachen und daß dieser großen Zahl dann bei weniger günstigen Ernten die Nahrung fehlt. Simroth hat wohl nicht mit Unrecht darauf hingewiesen, daß zwischen den Perioden der Wanderungen des Tannenhähers und der elfjährigen Sonnenfleckperiode eine gewisse Gleichzeitigkeit bestehe, und sieht die Ursache darin, daß die Zwischenzeit zwischen zwei Sonnenfleckperioden für die Entwicklung der Arve günstig sei. Es sei dann reichlich Nahrung für die Vögel vorhanden, die sich infolgedessen stark vermehrten. Trete nun eine Mißernte ein, eben infolge der Sonnenfleckperiode, so seien große Scharen zum Auswandern gezwungen.

Auch unsere Eichelhäher sind schon in ungezählten Scharen wandernd getroffen worden. Besonders bekannt sind auch die gelegentlichen Wanderungen der Steppenhühner, deren häufiger Wiederkehr man genauere Beachtung geschenkt hat. Daß nun diese Züge der Vögel weitere Ausdehnung annehmen, als die der Landtiere, liegt an der größeren Schnelligkeit, mit der sie wandern, und dem geringen Mangel an Widerständen in der Luft, wie sie Tiere, die sich auf dem Land bewegen, überall finden.

Daher nehmen denn auch die Züge der Wassertiere, wie z. B. der Heringe, der Walfische, ebenfalls so große Dimensionen an. Bei beiden finden diese Wanderungen periodisch statt. Wir müssen aber bei den Wassertieren unterscheiden zwischen Zügen, die wie die der Walfische nur aus Nahrungsbedürfnis hervorgehen und die relativ leicht zu erklären sind, und solchen, die wegen des Fortpflanzungsgeschäftes unternommen werden. Am klarsten tritt uns dieser letztere Zweck entgegen bei Tieren, die, wie die Lachse, während der Laichzüge nicht fressen, oder die, wie gewisse Robben, solange sie ihre Jungen säugen, keine Nahrung zu sich nehmen.

Eine ähnliche Erscheinung haben wir auch bei gewissen Schwimmvögeln. Eine eingehendere Nachricht darüber verdanken wir Schaulinsland. Die Insel Laysan ist der bevorzugte Brutplatz unzähliger Vögel, die sie aber nach der Brutzeit sofort wieder verlassen. Es ist dabei eine regelmäßige Abwechslung ihrer Arten in der Benutzung dieses Brutplatzes festgestellt. Zwischen dem 15. und 18. August erscheinen die blauen Sturmtaucher (*Oestrelata hypoleuca* Salv.), deren Höhlen die ganze Insel unterwühlen. Unmittelbar danach ziehen die Albatrosse (*Diomedea albatrus* Pall. und *immutabilis* Rotsch.) mit ihren Jungen ab, nachdem sie in solchen

Massen gebrütet haben, daß auf jeden Quadratmeter Oberfläche ein Nest kommt.

Für das Zusammenströmen dieser sonst über das weite Meer zerstreuten Tiere, von denen man doch annehmen sollte, daß sie überall ihnen näher liegende und bequemer zu erreichende Laich- und Brutplätze finden müßten, scheint es bisher keine plausible Erklärung zu geben, denn wenn man auch sagt, das Individuum zieht es nach der Stätte seiner Geburt, die Art nach ihrem Entstehungsherd, so ist damit für eine biologische Erklärung nichts gewonnen.

Dieselben beiden Ursachen, die wir eben hier besprochen, Sorge um Nahrung und Suchen nach geeigneten Wohnplätzen, hat man auch als Ursache für den Zug der Landvögel annehmen wollen. So ist K o b e l t zu seiner Unterscheidung der Sommerfrischler und Winterflüchter gekommen.

Die Sommerfrischler sollen Vögel sein, die nur zu uns kämen, um das Brutgeschäft zu erledigen. Es sei, nach D u n c k e r, die eine größere Futtermenge erheischende Brutzeit, welche eine Ausbreitung erfordere. Diese Vögel kommen spät zu uns und ziehen früh wieder fort, während noch mehrere warme, nahrungspendende Monate vor ihnen liegen, wie Turmschwalbe, Pirol, Storch, Kuckuck u. a. Ihre Heimat sei der Süden und sie machten nur „gleichsam eine Badereise“ zu uns. Sie bleiben auch nicht in den Mittelmeerländern zum Überwintern, sondern ziehen noch weiter nach Süden.

Die Winterflüchter dagegen, wie Bachstelze, Singdrossel, Turmfalke, Star, Sperber, Hühnerhabicht, Dohle, Rotschwänzchen, Steinkauz, Reiher, kommen früh zu uns und bleiben lange hier. Sie weichen erst allmählich und langsam vor dem nahrungsarmen Winter aus Deutschland, das ihre eigentliche Heimat darstellt, und manche von ihnen versuchen in milden Wintern immer wieder, hier zu bleiben.

Mir scheint aber diese Unterscheidung, wenn sich bisher auch noch kein Widerspruch dagegen erhoben hat, recht wenig begründet. Nach Z i t t e l findet sich *Ciconia* bei uns schon im Miozän. Und auch die Wachtel, die K o b e l t, D e i c h l e r folgend, erst mit dem Getreidebau bei uns einwandern läßt, ist ebenfalls nach Z i t t e l schon mindestens seit dem Diluvium bei uns einheimisch. Und wenn man bisher die anderen Vögel bei uns noch nicht fossil nachgewiesen hat, so muß man wissen, wie schwer es ist, mit Sicherheit die kleineren Vogelarten an einzelnen Knochen zu unterscheiden. Für den Kuckuck hat E c k a r d t gezeigt, daß seine Nahrungsquelle bei uns sehr früh versiegt; denn die behaarten Raupen, von denen er ausschließlich lebt, verpuppen sich im Juli oder August oder gehen dann in die Erde. Der junge Kuckuck wird aber davon nicht betroffen, da er dann noch von seinen Pflegeeltern gefüttert wird und deren spezifische Nahrung genießt. Und wenn der alte Kuckuck, der doch ein Waldvogel ist, nach Süden wandert,



so muß er weit gehen, bis er ihm zusagende Plätze findet, da die Umgebung des Mittelmeers bekanntlich keine großen Wälder enthält. Dasselbe aber gilt vom Storch. Feuchte Wiesen, die ihm die nötige Nahrung spenden, findet er in größerer Ausdehnung höchstens in Andalusien, denn selbst an der Rhonemündung halten Amphibien und Reptilien noch einen Winterschlaf. Spanien wird aber nur wenig fremde Störche beherbergen können; so müssen die westlich ziehenden schon die Sahara umfliegen, um geeignete Plätze zu finden. Aber auch die nach dem östlichen Mittelmeer ziehenden finden erst im Niltale geeignete Wohnplätze.

Auch der Hinweis, daß die Sommerfrischler ihre Verwandten im Süden haben, kann die Ansicht nicht besser begründen, denn ihre fossilen, tertiären Verwandten liegen bei uns, so daß jene südlichen Arten als Auswanderer betrachtet werden können, die vor der Eiszeit nach Süden flohen. Nun läßt sich ja bei manchen Vögeln, Girlitz, Berglaubvögeln u. a., noch heute ein Vorrücken nach Norden beobachten. Aber sind sie erst hier im Norden Zugvögel geworden?

Mir scheint also die Annahme einer Trennung für die Entstehung der Zugvögel in zwei Kategorien mindestens nicht genügend begründet. So lange aber, bis sie besser gestützt ist, tun wir gut, das Zugvogelproblem als ein einheitliches zu betrachten. Die Einheitlichkeit erblicke ich aber darin, daß alle Vögel der Nordhemisphäre ihre Brutplätze im Norden ihres gesamten Ausbreitungsgebietes haben, wenn ich unter letzterem Begriff Brutplätze und Winterquartiere zusammenfasse; kein Vogel brütet im Süden seines Ausbreitungsgebietes.

Eine einzige Ausnahme davon ist bekannt, indem *Merops apiaster* auch in Südafrika während seines Winteraufenthaltes, Oktober bis März, brütet. Die Schwalbe, von der dies auch behauptet wurde, tut dies, nach Stark, jedoch nicht, obgleich sie während des größten Teiles des Jahres in der Kapkolonie bleibt.

Von dieser Lage der Brutplätze ausgehend, wollen wir auch nach einer einheitlichen Erklärung suchen. Wir gehen dabei am besten von den einfacheren Verhältnissen in Nordamerika aus. Hier ist nicht zu befürchten, daß die rückkehrenden Vögel durch plötzlich hereinbrechende Stürme von milden Gegenden abgeschnitten werden. Hier stehen dem Wege nach dem Süden keine Alpen, kein Mittelmeer, keine Sahara entgegen. Dafür führt der Mississippi, der sich „wie ein ungeheurer Trichter nach Norden öffnet“, die Alleghany im Osten und das Felsengebirge im Westen mit seinen Quellflüssen umspinnend, als wichtigste Zugstraße die Vögel direkt nach Süden, in ein Land, das sehr vielen Vögeln als Winterheimat genügt, anspruchsvolleren aber den Weg längs der Küste nach südlicheren Ländern öffnet. Da hat sich nun herausgestellt, daß die amerikanischen Vögel nicht in einem Zuge von ihren nordischen Plätzen nach Süden fliegen, sondern sie weichen

vor der ungünstigen Jahreszeit allmählich nach Süden aus, bis sie die südlichste Grenze ihres Ausbreitungsgebietes erreicht haben. Hier warten sie, bis die Temperatur wieder milder wird. Dieser wärmeren Luftströmung folgen die Vögel dann nach Norden, aber nur, soweit sie das Eis schmilzt. Hier warten sie dann ab, bis eine zweite wärmere Luftströmung den Winter wieder weiter nördlich zum Weichen bringt und so fort, bis sie ihr Endziel erreicht haben. Dieses Vorrücken wird von den Amerikanern mit einer Welle verglichen und eine erste, zweite Welle usw. unterschieden.

So gleichen die amerikanischen Vögel mehr unseren Strichvögeln und ihre Wanderung erscheint in direkter Abhängigkeit von der Kälte bzw. von dem dadurch hervorgerufenen Nahrungsmangel.

Dieselbe Ursache führte wohl auch bei uns zur Entstehung des Vogelzuges, und geringe Spuren davon haben sich ja auch noch, ganz abgesehen von den Strichvögeln, bei unseren Zugvögeln erhalten. Eine davon ist der langsame Herbstzug, den wir bei unseren Vögeln schon konstatiert hatten. Und daß es dabei auch an geeigneten Plätzen zu einem längeren Aufenthalt kommen kann, zeigte ja schon das obige Zitat von Menz b i e r. Andererseits sollen die Wacholderdrosseln, nach S i e g l, in Südmähren schon Ende März eine Brut aufziehen, Ende Mai oder Anfang Juni aber weiter nach Norden ziehen, um dort ein zweites Mal zu brüten (vgl. E c k a r d t). Damit haben wir aber die größtmögliche Ähnlichkeit mit dem amerikanischen Vogelzug. Noch größer wird sie bei einigen Schwimmvögeln. „Die nordischen Schwimmvögel bleiben vielfach auf den Watten der Nordsee, und nur wenn diese sich auf große Strecken hin mit Eis bedecken, gehen sie weiter südlich und suchen Zuflucht auf offenen Stellen der Binnenseen“ (K o b e l t).

Wir werden also die ursprüngliche Entstehung des Wanderzuges als durch Nahrungsmangel verursacht ansehen. Dieser braucht aber nicht etwa durch Kälte veranlaßt zu sein. Nehmen wir an, die Erde sei schon zur Tertiärzeit an allen bewohnbaren Stellen von Vögeln bevölkert gewesen, eine Annahme, die wohl kaum auf irgendwelche Schwierigkeiten stößt, so haben damals die Vögel infolge der größeren Wärme wohl auch weiter nach Norden wohnen können. Damit war ihnen aber doch noch nicht die Möglichkeit gegeben, das ganze Jahr im hohen Norden bleiben zu können. Lassen wir einmal ganz die Frage außer acht, ob damals die Polkappen mit Eis bedeckt waren oder nicht, und halten wir uns an die unbezweifelbaren Tatsachen. Das ist aber die Bewegung der Erde um die Sonne. Die hat damals schon bestanden, genau so wie heute, und sie hat damals schon wie heute bewirkt, daß in den Polländern zeitweilig eine monatelange Nacht herrschte. Eine solche macht ein Vogelleben aber unmöglich, denn wie hätten die Tiere in der Dunkelheit ihr Futter finden sollen? So waren denn die Vögel der Polländer gezwungen, der Nacht auszuweichen, nach Süden zu gehen. Es trat hier eine Vermehrung der Vögel ein und die hier beheimateten wichen weiter



nach Süden aus, oder wenn sie sich gegen ihre nördlichen Verwandten behaupten konnten, so zogen diese weiter nach Süden und überwanderten jene. Es drückten also gewissermaßen die Vögel von den Polen her auf die Vogelwelt, diese in südlicheren Breiten zusammenballend. Diese Anhäufung von Vögeln im Süden geschah aber hier während der Regenzeit, d. h. zu einer Zeit, wo größere Futtermengen auch eine größere Tierzahl ernähren konnten. Während der folgenden Trockenperiode aber mit ihrer geringeren Vegetation mußte sich ein Futtermangel bemerkbar machen. Zu dieser Zeit wurden aber nach dem Pole zu die Tage wieder länger und die Nahrung damit reichlicher. Da zogen denn die fremden Vögel dem längerwerdenden Tage nach, besonders wenn er mit der Brutzeit zusammenfiel, wo ja jeder Vogel sich sowieso nach einem möglichst großen Wohngebiet umsieht. In der größeren Polnähe hatte er es nicht nur selbst leichter, sein Futter zu finden, sondern er konnte auch leichter seine Jungen aufbringen. Andererseits mögen die Jungen, welche in südlichen Ländern ausgekommen waren, schwerer aufzuziehen gewesen sein, sie mögen öfter an Nahrungsmangel eingegangen sein, so daß die Vögel mit der günstigsten Brutzeit allmählich ausgelesen wurden. So ging die Herausbildung des Zuges Hand in Hand mit der Herausbildung der Brutzeit.

Es folgten aber damals auf ihren Wanderungen natürlich die Vögel schon den Wegen, welche ihren Bedürfnissen am besten entsprachen. Es werden also schon damals die Seevögel längs der Meeresküsten, die Flußvögel längs der Flüsse gewandert sein. Und ich stimme K o b e l t in jeder Weise zu, wenn er schon im Tertiär besondere feste Zugstraßen annimmt. Manche uns heute unklar erscheinende Zugstraße würde wahrscheinlich ihre Erklärung finden, wenn man immer den geologischen Veränderungen nachginge, denen die Gegend, durch welche sie führt, unterworfen war. So folgen im Trentino die Vögel dem Zuge des Etschtales, aber bei Serravalle biegen sie nach den Gehängen des Monte Baldo und folgen diesen. Sie halten also noch heute die Richtung ein, welche die Etsch hatte, ehe der Bergsturz von Nago den Fluß zwang, sich ein neues Bett durch die Berner Klause zu wählen. Und es ist in der Beziehung interessant, daß eine recht besuchte Straße, nämlich die, welche von der Elbe und Weser stromauf zur Senke zwischen dem Rheinischen Schiefergebirge und dem Vogelsberg und dann durch die Wetterau zur Rheinebene und den Rhein hinauf gegen die Schweiz führt, längs einer Meeresstraße geht, die zur Miozänzeit das Mainzer Becken mit dem Nordmeer verband, worauf K o b e l t besonders aufmerksam macht.

Es ist also durchaus nicht nötig, für die Entstehung des Vogelzuges die Eiszeit verantwortlich zu machen, wie dies von verschiedenen Seiten geschehen ist. Außerdem würde sie nie den Vogelzug auf der Südhemisphäre erklären können.

Wohl aber mag die Eiszeit, ebenso wie die Auffaltung der Alpen, ändernd auf die Zugstraßen eingewirkt haben. Und wenn manche Zugvögel spät bei uns erscheinen und früh fortziehen, so mag auch hierin noch eine Nachwirkung der Eiszeit zu sehen sein.

Wie sich dann die Kenntnis der Zugstraßen auf die heutige Vogelwelt vererbt hat, sei es durch direkte Übertragung, sei es durch Selektion, indem immer die Überwinternden umkamen, sei es durch Führung seitens Erfahrener, das ergründen zu wollen scheint mir Sache der Spekulation zu sein, für die aber noch sichere Grundlagen fehlen.

Höchstens wäre noch zu besprechen, wie die Vögel die Zeit des Aufbruches merken. Denn daß sie dabei nicht von einem unfehlbaren Instinkt geleitet werden, zeigen ja die Vögel, die im Frühjahr zu früh bei uns ankommen und bei wiederkehrender Kälte erfrieren. Eine Erscheinung, die oft zu beobachten ist und bei der es unerklärlich bleibt, daß sich die Tiere nicht durch Wiederumkehren retten. Vielleicht ist auch das ein Überrest der Eiszeit, wo es den matten Ankömmlingen unmöglich war, bei einer Umkehr die mächtigen Gletschermassen der Alpen zu überwinden. Auf jeden Fall scheint das zu zeigen, daß der Vogelzug nicht allein auf Instinkt beruht.

Marek hat eine Abhängigkeit vom barometrischen Maximum zu konstruieren versucht. Vorstöße von Norden sollten den Zug nach Süden verursachen, und umgekehrt die Vorstöße des subtropischen Maximums den Zug nach Norden. So soll es sich erklären, daß die meisten Zugvögel bei uns mit Südwind und föhniger Wetterlage eintreffen. Auch die nordöstliche Zugrichtung der meisten Zugvögel soll so erklärt werden. Ein Minimum über den britischen Inseln erzeugt nämlich bei uns zunächst Südwind, dieser wird aber den Gesetzen der Luftströmung zufolge in höheren Schichten zum Westwind. Und diesen Wind benutzen die Vögel je nach dem mehr oder minder östlich gerichteten Verlauf der Zugstraße zur Heimkehr in das Brutgebiet. Da die Höhe dieses Windes nach bestimmten Umständen sich ändert, so erklärt sich daraus die verschiedene Höhenlage des Vogelzuges.

Es ist aber diese Theorie keineswegs allgemein angenommen. Besonders ist dagegen geltend gemacht, daß bei uns in Gefangenschaft gehaltene Vögel in ihren Käfigen im Frühjahr zu der Zeit große Unruhe zeigen, wenn ihre freien Artgenossen in Afrika zur Reise nach dem Norden aufbrechen.

Öfter ist die Benutzung des Windes durch Zugvögel geleugnet worden. Es scheint nun zwar im allgemeinen der Zug, wenn er einmal begonnen hat, von der herrschenden Windrichtung nicht allzusehr abhängig zu sein. Daß die Vögel aber gern mit dem Winde wandern, geht schon aus der obigen Darstellung hervor. Sie werden aber den Zug auch kaum einstellen, wenn



während der Wanderzeit einmal Gegenwind herrscht. Allerdings scheint es, als ob flugschwache Vögel zur Überwindung größerer Hindernisse, wie der großen Kettengebirge oder des Mittelmeeres, günstigen Wind abwarten. So häufen sich ja die Wachteln an den Südspitzen der europäischen Halbinseln des Mittelmeeres bisweilen zu großen Massen an bei langdauerndem ungünstigen Winde, um dann bei günstigem den Flug zu wagen.

---

## II. Anpassungen der Vögel an ihren Wohnort.

---

**Anpassung an Wüste und Steppe.** Es besteht bei den Laufvögeln dieselbe Tendenz wie bei den Säugetieren, eine möglichst kleine Berührungsfläche zu schaffen; so finden wir bei schnell laufenden Vögeln eine Verkürzung, ja sogar völligen Schwund der hinteren Zehe. Das Extrem in dieser Beziehung erreicht der afrikanische Strauß, der nur mehr zwei Zehen hat (s. Fig. 294); seine amerikanischen und australischen Verwandten haben noch drei. Bei den Straußen zeigt der Fuß eine besondere Wüstenanpassung, indem er, ähnlich wie das gleichfalls zweizehige Kamel (vgl. S. 610), ein weiches elastisches Polster unter jeder Zehe hat, welches das Einsinken im Wüstensand verhindert.

Die sehr muskulösen Beine sind stark verlängert, die Unterschenkel fast nackt. Die Beine sind etwa in der Mitte des Körpers eingelenkt. So kann der Strauß 2—3 m lange Schritte machen und seine Flugunfähigkeit durch die Schnelligkeit seiner Beine ausgleichen.

Die Wüstenhühner (Pteroclididae) haben das nicht nötig, da sie ausgezeichnete Flieger sind. Ihre Beine sind daher kurz. Aber die dreizehigen Füße, deren Hinterzehe verkümmert ist oder ganz fehlt, müssen doch den Vogel auf dem Sande tragen, auf dem er seine Nahrung sucht. So sind die drei sehr kurzen Vorderzehen bis zum ersten Gelenk und weiter mit einer Haut verbunden und mit Häuten gesäumt. Die Nägel sind kurz, stumpf und leicht gebogen. Bei den Steppenhühnern (s. Fig. 295) sind die sehr verbreiterten Zehen ihrer ganzen Länge nach durch eine Haut verbunden, so daß „der Fuß von unten gesehen eine einzige Sohle bildet, die mit hornigen Warzen bekleidet ist und ihn so auf das vortrefflichste zum Laufen auf dem Sande oder Schnee und zum Graben daselbst geeignet macht; die Nägel sind breit und kräftig“.

Da die Tiere in den im Winter sehr kalten Steppen Tibets und von da bis zum Kaspischen Meere wohnen, besitzen sie einen besonderen Kälteschutz, indem die Fußwurzel ringsherum und die Zehen bis zur Spitze befiedert sind. Bei den übrigen Steppenhühnern sind die letzteren nicht und die Fußwurzel nur vorn mit Federn bekleidet.

Dieser Kälteschutz geht bei den Schneehühnern (s. Fig. 296) noch weiter,



indem bei diesen Tieren auch die Unterseite des Fußes befiedert ist; dadurch bekommt er eine große Ähnlichkeit mit dem vieler nördlicher auf dem Schnee laufender Säuger, vor allen Dingen mit dem des Hasen, dem die Vögel auch ihren lateinischen Namen *Lagopus* verdanken.

**Anpassung an das Klettern.** Trotzdem die Vögel, wie wir gesehen haben, von kletternden Vorfahren abzuleiten sind, haben sie doch



Fig. 294. Fuß des afrikanischen Straußes.  
(Nach Schmeil.)



Fig. 295. Fuß vom Steppenhuhn. A von der Seite; B von unten. (Nach Reichenow.)

bei ausgesprochen kletternder Lebensweise besondere Anpassungen erworben. Wie bei den Reptilien und Säugetieren müssen wir dabei zwei Arten des Kletterns unterscheiden. Bei der ersten laufen die Tiere auf den Ästen wie auf der Erde, bei der zweiten sind besondere Klammerorgane erworben.

Im ersten Fall ist die Veränderung nur gering. Sie besteht hauptsächlich in der Erwerbung besonders starker und spitzer Krallen. Diese Veränderung

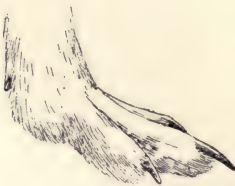


Fig. 296. Fuß des Schneehuhnes.  
(Nach Reichenow.)



Fig. 297. Fuß vom Mauersegler.  
(Nach Schmeil.)

ist ausreichend, um es z. B. dem Kleiber, als einzigem von den einheimischen Vögeln, zu erlauben, an einem Baumstamm mit dem Kopf nach unten herabzulaufen, indem er die scharf bekrallten Beine hintereinander stellt. Auch bei *Dendrocolaptes* genügt dies vollständig. Allerdings soll sich das Tier beim Klettern noch auf die harten Federn seines Schwanzes stützen.

Solche Krallen sind auch bei Vögeln nötig, die nicht klettern, sich aber

an ihren Füßen aufhängen, wie es unsere Schwalben am Nest tun. Bei ihnen, die sich nur in verhältnismäßig weiches Material und nur auf kurze Zeit anklammern, ist noch eine Zehe nach hinten gewandt. Ein besserer wirkungsvollerer Haken wird natürlich gebildet, wenn alle Zehen nach vorn stehen und so gemeinsam einen Haken bilden, wie es bei unseren Cypseliden (s. Fig. 297) der Fall ist. Als Übergang dazu können die Caprimulginae (s. Fig. 298) und Chordeilides angesehen werden, bei denen die erste Zehe etwas nach vorn wendbar ist.

Diese hakenartigen Gebilde sind natürlich zum Klettern wenig geeignet, dazu eignen sich besser Klammern. Der Fuß des Vogels mit seinen nach hinten gewandten Zehen bildet ja schon an und für sich ein Klammerorgan. Doch wird dessen Wirkung noch verstärkt, wenn die nach vorn gewandten Zehen am Grunde verwachsen sind und so einheitlich wirken (Picariae



Fig. 298. *Caprimulgus europaeus*.  
(Nach Reichenow.)



Fig. 299. Fuß von *Alcedo ispida*.  
(Nach Reichenow.)



Fig. 300. Kletterfuß des Grauspechtes (*Picus viridicanus*).

anisodactylae). In solchem Fall ruht der Druck vornehmlich auf der dritten und vierten Zehe, so daß die zweite rudimentär werden kann (*Ceyx*, *Alcyone* [s. Fig. 299]; vgl. *Phyllomedusa* S. 205 und *Potto* S. 615). Den Beginn zu dieser Ausbildung zeigt *Momotus* mit verkürzter zweiter Zehe. Die Klammer wird noch vollständiger, wenn zwei Zehen nach hinten gerichtet sind und so den zwei nach vorn gerichteten gegenüberstehen. Den Anfang dieser Bildung zeigen die *Musophagidae*, bei denen die erste Zehe nach hinten gewendet werden kann. In voller Ausbildung finden wir sie bei *Galbulidae*, *Psittaci*, *Cuculidae*, *Pici* (s. Fig. 300). In diesem Falle kann es sogar zur Unterdrückung der ersten Zehe kommen (*Picoides*, *Sana*, *Tiga*), wie denn überhaupt bei den *Pici* die erste Zehe schwach ist.

Eigenartig ist der Fußbau der *Coliiden*, welche sich, meistens im Gezwige hängend, mit dem Rücken nach abwärts bewegen. Bei ihnen sind alle Zehen tief gespalten und die dritte ist die längste, die vierte kann nach hinten, die erste nach vorn gelegt werden, so daß die Vögel je nach Bedürfnis eine Klammer oder einen Haken mit ihren Füßen bilden können.



Zur Unterstützung beim Klettern können noch andere Organe herangezogen werden. Bei den Papageien hilft bekanntlich der hakenförmig gebogene, starke Schnabel mit, an dem sich diese Vögel frei aufhängen können.

Auch der Schwanz kann dabei eine Rolle spielen, indem sich manche Klettervögel auf ihn stützen. Ich habe es bei Graukopfpapageien beobachtet, es kommt aber sicher auch noch bei anderen Formen mit ähnlicher Schwanzbildung vor. Haacke berichtet es von den Stachelschwanzseglern, deren Schwanzfedern starre, über das Ende der Federfahnen verlängerte Schäfte haben, wie der Papagei *Nasiterna* (s. Fig. 301). Am bekanntesten ist es jedoch bei den Spechten. Bei ihnen ist der Schwanz gewissermaßen gabelartig gespalten und jede Hälfte hat mehrere scharfe Zähne, die sich in jede Unebenheit der Baumrinde beim Aufwärtsklettern einstemmen können (s. Fig. 302).

Die Federschäfte sind außerordentlich hart und selbst die Strahlen sehr fest. Zudem decken sich die einzelnen Federn dachziegelartig, so daß sie sich gegenseitig stützen, der ganze Schwanz eigentlich nur zwei sehr starke Federn darstellt.

Es scheint aber der Schwanz nicht nur die Aufgabe zu haben, beim Aufwärtsklettern eine Stütze zu bilden, sondern noch mehr die Körperachse durch Unterstützen des hinteren Endes in der rechten Richtung zu halten. Denn der Graukopfpapagei sowohl wie der Specht stemmen den Schwanz auch gegen die Unterlage, wenn sie mit dem Rücken nach unten angeklammert hängen, der letztere auch, wenn er am Boden sitzt. Wahrscheinlich macht es die starke Verkürzung der Beine, welche alle Klettervögel auszeichnet, nötig, noch ein Balancierorgan zu besitzen.

Die Entstehung des Kletterfußes der Spechte mit der nach hinten gewandten Zehe läßt sich aus ihrer jetzigen Lebensweise, wo der Fuß nicht zum Umklammern von Zweigen benutzt wird, nicht recht erklären. Die Tiere müssen von Vorfahren mit anderer Lebensweise abstammen. Und die Erwerbung des Stützschwanzes muß eine verhältnismäßig junge sein, da der mit den Spechten am nächsten verwandte Wendehals ihn noch nicht besitzt.

**Anpassung an Wasserleben.** „Jeder Vogel schwimmt, wenn er auf das Wasser geworfen wird, und die aktive Schwimmfähigkeit beschränkt sich nicht auf die eigentlichen Schwimmer,“ heißt es im neuen Brehm. Es hängt dies natürlich mit den zahlreichen lufthaltigen Räumen im Vogelkörper zusammen. Sie sind wohl auch die Ursache davon, daß vielen Schwimmvögeln das Tauchen relativ schwer wird. Enten, die tauchen



Fig. 301. Schwanz von *Nasiterna pusio*. Orig.



Fig. 302. Schwanz von *Dendrocolaptes medius*. Eine Schwanzfeder stärker vergrößert. Orig.

wollen, erheben sich erst bis zum halben Bauch aus dem Wasser oder springen gar über dasselbe, um überhaupt herunter zu kommen. Und sind sie untergetaucht, wie müssen sie mit den Beinen arbeiten, um unten zu bleiben! Anderseits wird dadurch den Stoßtauchern, wie z. B. den Raubvögeln, das Emportauchen ungemein erleichtert. Der Auftrieb ist so stark, daß sie wie ein Ball emporschnellen.

Ferner ist bei richtigen Tauchern, die unter Wasser schwimmen, die Pneumatizität der Knochen auf ein Minimum reduziert.

So nimmt es denn nicht wunder, daß eine ganze Anzahl Vögel von der

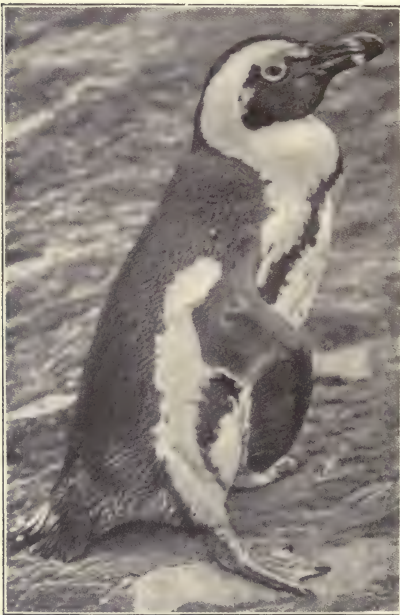


Fig. 303. *Spheniscus demersus* L. (Brillenpinguin).  
(Nach Brehm.)



Fig. 304. Jugendkleid des  
Haubensteifußes.  
(Nach Zimmer.)

Fähigkeit zu schwimmen Gebrauch machen, ohne daß sie irgendwelche besondere Anpassungen zeigen. Wir wissen, daß sich ermüdete Wachteln beim Überfliegen des Mittelmeeres auf das Wasser niederlassen sollen. Brehm hat in Ägypten Tauben schwimmen sehen. Kasuare, Truthühner, Rebhühner, Schneehühner, Sultanshühner sind schwimmend beobachtet. Blätterhühnchen und Rallen verstehen sogar zu tauchen. Auch die jungen Schopfhühner können schwimmen und tauchen, eine Fähigkeit, die den Alten verloren geht. Unter Wasser rudern sie nicht nur mit den Füßen, sondern auch mit den Flügeln. Auch der Wasserstar, der ebenfalls keine besonderen Anpassungen zeigt, schwimmt unter Wasser mit den Flügeln. Er versteht es auch, geschickt auf dem Boden der Gewässer zu laufen. Mit Vorliebe stellt er sich dabei, ebenso wie beim Tauchen, mit nach unten gerichtetem Kopf



gegen den Strom, so daß ihn dieser mit hinunterdrückt. Wenn aber in einem modernen biologischen Werk behauptet wird, er könne in ruhigem Wasser überhaupt nicht tauchen, so ist das ein Irrtum. Und Frau M. Heinrich konnte an ihren Gefangenen das Gegenteil feststellen.

Von den eigentlichen Schwimmvögeln benutzen eine ganze Reihe ihre Flügel, um unter Wasser zu schwimmen, wie das Bläshuhn, die Säger, die Steißfüße, die Sturmtaucher, die Flügeltaucher und die Pinguine. Die ersten von ihnen schwimmen mit Füßen und Flügeln zusammen, die letzteren nur mit den Flügeln, während die Füße der Steuerung dienen.

Alle diese Vögel haben das Gemeinsame, daß die Beine noch weiter hinten eingelenkt sind, als dies sonst bei den Schwimmvögeln der Fall ist, so weit, daß in den extremsten Fällen, wie bei Alken und Pinguinen, eine senkrechte Haltung des Körpers nötig wird. Sobald ein Schwimmvogel wieder zum



Fig. 305. Flügel von *Catarrhactes chrysocome*. (Nach Brehm.)

Landleben übergeht, wie die Hühnergans, werden die Beine länger und setzen weiter vorne am Körper an. Für die Bewegung im Wasser besteht ja in der Einlenkung der Beine weiter hinten ein unleugbarer Vorteil, aber die Bewegung auf dem Lande wird dadurch sehr erschwert. So werfen sich denn die Pinguine bei schneller Bewegung auf den Bauch und rutschen dann mit Hilfe der Flügel und Beine, also gewissermaßen auf „allen Vieren“ hurtig dahin.

Bei ihnen sind auch die Beine entsprechend ihrem Wasserleben ebenso wie bei anderen wasserlebenden Wirbeltieren stark verkürzt. Um nun bei der aufrechten Körperhaltung die nötige Stütze zu bekommen, sind vom Fuß nur die drei nach vorn gewandten Zehen kräftig entwickelt, während der vierte, rückwärts gerichtete, verkümmert ist. Die drei vorderen Zehen liegen einschließlich des sehr kurzen, breiten Tarso-Metatarsus (s. Fig. 253) dem Boden auf und bilden so eine an den menschlichen Fuß erinnernde Tragfläche. Beim Ruhen kommt dazu noch eine Stütze in den starken Schwanzborsten (Fig. 300).

Beim Haubensteißfuß (s. Fig. 304); wo die Beine länger sind, liegt in der Ruhe auch der ganze Tibio-Tarsus dem Boden an, und auch der hintere Teil des Körpers dient als Stütze, was auch bei den Flügeltauchern der Fall ist.

Bei diesen Vögeln, die die Flügel häufig unter Wasser verwenden, ist denn auch der Flügel umgestaltet. Diese Umgestaltung geht um so weiter, je weniger die Flügel zum Fliegen verwendet werden.

Bei Vögeln, die, wie die Steißfüße, auch gute Flieger sind, ist noch kaum eine Anpassung an die zweite Art der Verwendung der Flügel zu bemerken.

Bei den Flügeltauchern macht sich schon eine Reduzierung der Flügel bemerkbar, welche die Vögel beim Fluge zu außerordentlich raschem Flügelschläge zwingt. Beim Riesenalk ging sie sogar so weit, daß die Tiere flugunfähig waren. Immerhin waren es noch richtige Flügel mit wohlausgebildeten Schwungfedern.

Das ist bei den Pinguinen, die alle flugunfähig sind, nicht mehr der Fall. Ist doch der Flügel bei ihnen das einzige Schwimmwerkzeug, mit dem sie sich auf dem Wasser bewegen (s. Fig. 307). Die Füße werden einfach als Steuer nach hinten gestreckt. Dementsprechend ist bei ihnen der Flügel auch am stärksten von allen Vögeln umgebildet (s. Fig. 305). Er ist ein flossenartiges, stark verkürztes Gebilde geworden, das eher an die Flossen einer Schildkröte erinnert als an einen Vogelflügel. Und die Federn sind zu schuppenförmigen Gebilden reduziert, welche die Flossen in vielen Reihen bedecken. Die einzelnen Federkategorien sind nicht mehr erkennbar. Dieser äußeren Umgestaltung entspricht auch eine Umformung des Skeletts.

Die Knochen (s. Fig. 306) sind alle stark abgeplattet, die beiden proximalen Abschnitte sind stark verkürzt und zusammen etwa so lang wie die Hand. Das distale Ende des flachen Humerus ist schräg nach hinten abgestutzt, so daß ein Ausbiegen des Unterarms nach hinten unmöglich ist. Zur weiteren Versteifung liegen hinten im Ellbogengelenk zwei Sesamknochen (Fig. 306), welche auch eine sagittale Bewegung zur Unmöglichkeit machen. Ferner schiebt sich zwischen Elle und Metacarpus das Ulnare keilförmig ein, so daß auch der Metacarpus nicht nach hinten ausweichen kann. Dann ist in sehr ausgebildeten Fällen, wie bei *Aptenodytes patagonica* Forst., das Metacarpale und die erste Phalange des dritten Fingers länger als die des zweiten. Dadurch wird eine Bewegung nach hinten zur Unmöglichkeit. Bei

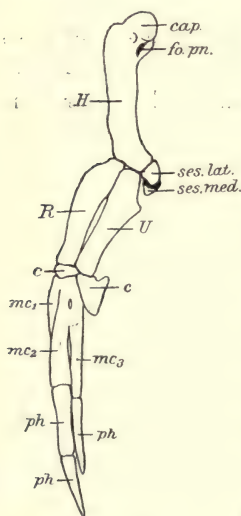


Fig. 306. Linker Flügel eines Pinguins (*Aptenodytes patagonica*). (Nach Abel.) cap. Caput humeri; H Humerus; fo. pn. Fossa pneumatica; ses. lat. laterales, ses. med. mediales Sesambein; R Radius; U Ulna; c Carpalia; mc Metacarpalia; ph Phalangen.



*Spheniscus chilensis* ist das letztere noch nicht in so ausgesprochener Weise der Fall. Zur weiteren Versteifung der einzelnen Knochenteile sind die Muskeln zu Sehnen umgebildet, welche die Knochen straff umspannen und steif halten. Auch verhindert die sehr fest angewachsene Haut Bewegungen der Flügelknochen.

So ist ein festes, starres Ruder geschaffen, das nur im Ellbogengelenk

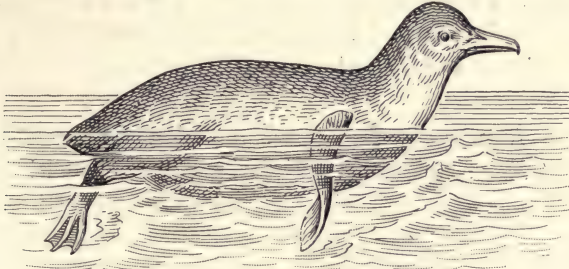


Fig. 307. *Aptenodytes minor* L. schwimmend. (Nach Pettigrew.)

beweglich ist. Hier wird aber durch Einwärtsdrehung des Gelenkkopfes des Humerus eine rotierende Bewegung ermöglicht, so daß die konkave Fläche des Flügels nach hinten gedreht werden kann (s. Fig. 307).

„Der Flügel ist schier um sich selbst gedreht, und wenn er sich hebt und vorschlägt, so rollt er sich von der Seite des Vogels in verschiedenen Graden der Neigung auf, bis er mit dem Körper einen rechten Winkel bildet,

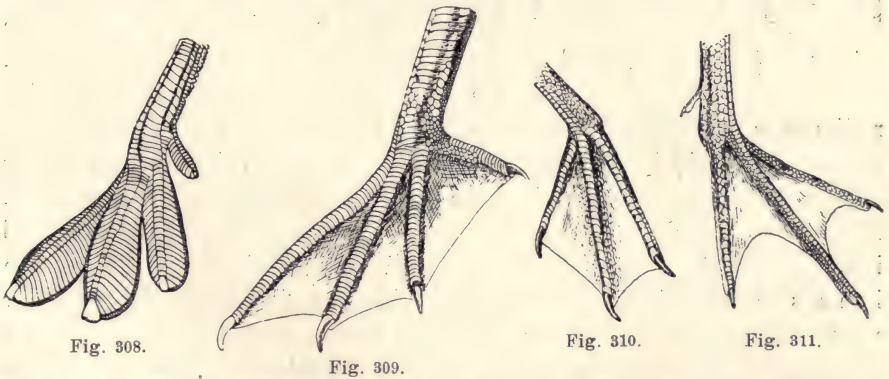


Fig. 308–311. Füße von Schwimmvögeln. Fig. 308. *Colymbus cristatus*. Fig. 309. *Phalacrocorax carbo*. Fig. 310. *Uria troile*. Fig. 311. *Urinator arcticus*. (Nach Reichenow.)

wobei er seine schmale oder schneidende Kante dem Wasser darbietet. Wenn der Flügel dagegen wie im gewöhnlichen Fluge vollkommen gestreckt ist, so bildet er mit dem Horizont einen Winkel von  $30^\circ$ . Wenn der Flügel herab- und rückwärtsgedrückt wird, so nimmt der Winkel, den seine untere Fläche mit der Oberfläche des Wassers bildet, allmählich zu. Die Flügel des Pinguins und der Alken bewegen sowohl, wenn sie gehoben, als wenn

sie gesenkt werden, das Tier vorwärts. Sie wirken ganz nach Art einer Schraube . . .“ (Pettigrew).

Diese ganze eigentümliche Flügelform hat sich nicht etwa, wie Marshall meinte, direkt aus der Dinosaurierextremität entwickelt. Es sind vielmehr fossile Vorläufer der Pinguine bekannt geworden, an denen sich, besonders an solchen von der Seymourinsel, der Flügel viel weniger stark umgebildet zeigte. Es nehmen diese fossilen Pinguine sowohl im Flügelbau als im Fußbau eine Zwischenstellung zwischen den rezenten Pinguinen und den Karinaten ein, aus denen sie also durch Umbildung hervorgegangen sind.

Eine andere Anpassung finden wir an den Hinterextremitäten der Schwimmvögel (s. Fig. 308—311). Wie bei anderen Wirbeltieren entwickeln

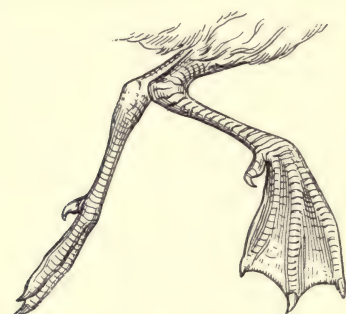


Fig. 312. Füße eines schwimmenden Schwanes. Der rechte Fuß zum Rückschlag ausgebreitet, der linke geschlossen zum Vorwärtsführen. (Nach Pettigrew.)

sich Schwimmhäute. Diese können als Lappen auftreten, welche die einzelnen Zehen, jeden für sich, umgeben oder am Grunde zusammenhängen. Hieran schließen sich dann Formen, wo die Schwimmhaut zwischen den einzelnen Zehen tief eingebuchtet ist, und schließlich solche, bei denen die Zehen bis vorne hin durch eine Schwimmhaut verbunden sind. Es kann hierbei die Schwimmhaut nur zwischen den drei nach vorn gewandten Zehen ausgespannt werden oder sie kann auch die erste nach hinten gerichtete Zehe umfassen.

Im ersten Fall ist der Hallux gewöhnlich rudimentär oder ganz geschwunden. Nur selten trägt er einen Hautlappen (Somateria, Fuligula, Erismatura). Im zweiten Fall ist er aus seiner ursprünglich nach hinten gerichteten Lage nach vorn und innen gedreht. Einen abweichenden Fußbau hatte ein Zahnvogel der Kreidezeit; bei ihm war der Daumen nach vorn gedreht. Er war die kürzeste Zehe; von ihm aus nahmen die Zehen allmählich nach außen an Länge zu, so daß der vierte die anderen bei weitem an Länge übertraf. Es wurde dadurch eine Flosse gebildet, welche mit der gewisser Schildkröten und Walfische große Ähnlichkeit hat und wohl auch anders bewegt wurde, wie die Schwimmfüße der heutigen Schwimmvögel.

Bei ihnen sind die Sehnen und Bänder sehr weich, dadurch wird der Fuß, wenn er im Wasser nach vorn bewegt wird, durch den Strom zusammengedrückt und bietet so nur geringen Widerstand. Dazu kommt noch eine seitliche Komprimierung der Beinknochen, die besonders stark bei den Pinguinen ist. Umgekehrt wird der Fuß beim Rückstoß fallschirmartig erweitert, wodurch er ein wirksames Ruder bildet, wie das ähnlich auch bei



der Flosse der Seehunde der Fall ist (s. Fig. 312). Gewöhnlich werden die Füße der Schwimmvögel abwechselnd bewegt, doch können unter Umständen auch beide zusammen zu stoßartigen Schwimmbewegungen benutzt werden (Imponierbewegung des Schwans).

Auch das Gefieder ist der Lebensweise im Wasser besonders angepaßt. An Brust und Bauch ist es, wie wir ja von unseren Hausenten her wissen, besonders dicht. Und die unter dem Namen Grebes bekannten Brustfellchen der nordischen Haubentaucher sind ja wegen ihrer Dichte und Molligkeit geschätzte Stücke des Pelzhandels. Meist pflegen die Federn bei Schwimm-



Fig. 313. *Metopiana peposaca*. Flügel unter den Tragfedern verborgen, nur Schulter und Spitze sichtbar. (Nach einer Photographie von Dr. Heinroth, Orig.)

vögeln an diesen Teilen länger und dichter als bei anderen Vögeln zu sein. Außerdem sind sie an ihrer Oberfläche konkav, mit der Höhlung dem Körper zugekehrt, und so die mehr basalen Teile der folgenden Federn, wo die Fahne noch nicht so stark entwickelt ist als an der Spitze, deckend. Da nun die Federn stark eingefettet werden, wird so ein vollständig wasserdichtes Polster gebildet, das aber vermöge seiner Lufthaltigkeit gleichzeitig einen guten Wärmeschutz darstellt. Dieser wird noch durch eine stark entwickelte Fettschicht wesentlich unterstützt.

Bei Vögeln, die, wie die Anseriformes, die Gewohnheit haben, lange auf dem Wasser zu verweilen und dort zu ruhen, ist die Anpassung noch weiter gegangen. Bei ihnen stehen nämlich die Tragfedern, d. h. die Federn, welche die Unterseite des Vogels nach den Flügeln hin begrenzen, nicht der Körper-

achse parallel, sondern sie biegen sich beinahe rechtwinklig nach oben. „Der Körper der schwimmenden Ente liegt gleichsam in einem Federkahn, dessen Bordwand eben durch die Tragfedern gebildet wird,“ sagt H e i n r o t h, der zuerst diese Verhältnisse eingehend beschrieben hat. Diese nach oben stehenden Tragfedern bilden mit dem Körper eine Tasche, in welcher für gewöhnlich der Flügel ruht. Vom Flügel einer schwimmenden Ente sieht man so nur die Spitze und die innersten großen Armschwingen (vgl. Fig. 313). Alles andere ist unter den Tragfedern verborgen. Dies ist besonders deutlich an der Brautente zu sehen, wo ja die Tragfedern durch ihre prächtige Färbung auffallen, aber fast noch stärker bei der Peponasaca-Ente (s. Fig. 313) entwickelt.

Nun schließt aber bei den meisten Entenarten die Tasche nicht so dicht, daß nicht gelegentlich, namentlich beim Tauchen, Wasser an die Unterseite der Flügel kommen könnte. Dann richten sich die Tiere in der von unseren

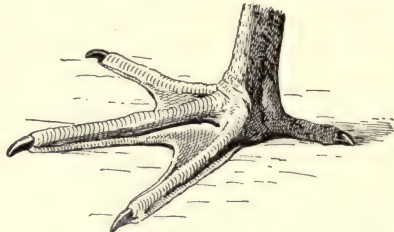


Fig. 314. Fuß eines Storches. (Nach Schmeil.)

Gänsen und Enten her bekannten Weise auf und schlagen mit den Flügeln, um das Wasser zu entfernen. Hernach stecken sie die Flügel durch eine eigene Bewegung wieder unter die Tragfedern. Bei den Tauchenten dagegen, die sich, wie ihr Name sagt, sehr viel unter Wasser aufhalten, ist dieser Apparat so vollkommen entwickelt, daß er den schon an sich kleinen Flügel vollständig wasserdicht abschließt, so daß diese ein sonst nötiges häufiges Ordnen des Gefieders nicht nötig haben.

Schwimmvögel, die diese Einrichtung nicht haben, müssen, wie der Pelikan, der bei seinem ausgebildeten Luftpolster nur wenig ins Wasser einsinkt, dauernd die Flügel anheben, um sie vor Nässe zu schützen. Und Tauchvögel, wie der Kormoran und der Schlangenhalsvogel, müssen, wenn sie ans Land kommen, erst mühsam für das Trocknen der Flügel sorgen, indem sie sie viertelstundenlang fächernd hin und her bewegen. Aber diese Vögel gehen nur des Nahrungserwerbes halber ins Wasser; keiner ruht wie die Enten auf ihm. Hierdurch wird die große physiologische Bedeutung der Tragfedern erst besonders klar.

Leben im Sumpf. Auch ans Leben im Sumpf finden wir Anpassungen, die sich natürlich auf die Füße beschränken. Es soll hier das Einsinken verhindert werden. Zu diesem Zwecke muß eine möglichst große



Oberfläche geschaffen werden. Deshalb ist bei echten Sumpfvögeln, wie unserem Storch (s. Fig. 314), die Hinterzehe wohl ausgebildet und liegt vollkommen dem Boden auf, die weit gespreizten drei vorderen Zehen sind durch kurze Bindehäute verbunden. Da der Storch seine Nahrung vielfach dem Wasser entnimmt, sind seine Beine zu langen Stelzbeinen geworden. Er kann so weit in das Wasser hineinwaten, ohne sich das Gefieder naß zu machen, zumal ein Teil des Unterschenkels unbefiedert ist.

Ähnliche Stelzbeine finden sich auch bei anderen nicht verwandten Sumpfvögeln als Konvergenzerscheinung. Die südamerikanischen Parridae

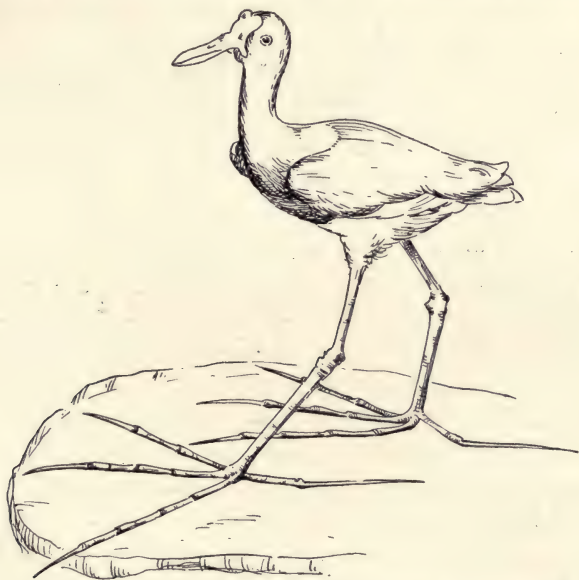


Fig. 315. *Parra jacana*. (Nach einer Zeichnung aus Brehm, verändert.)

der Gattung *Jacana*, die zu den Regenpfeifervögeln gehören, besitzen sie ebenfalls. Aber bei ihnen sind die Zehen außerordentlich verlängert (s. Fig. 315). Selbst die Nägel weisen diese Verlängerung auf, ist doch der Nagel der hinteren Zehe beinahe länger als die Zehe selbst. So kann das Tier auf den breiten, an der Oberfläche ausgebreiteten Blättern der Wasserpflanzen umhergehen und sich vermöge seiner an und für sich schon langen, durch die langen Nägel aber noch mehr verlängerten Zehen festhalten.

### Färbung.

Die Federn sind der Sitz der Färbung des Vogels, wobei nicht gesagt sein soll, daß nicht auch die Haut gefärbt sein kann. Besonders nackte Hautstellen, wie der Hals der Strauße, die Füße der Enten, Tauben, die Rose des Auerhahns usw., zeigen oft lebhaftere Farben.

Die Färbung des Gefieders ist häufig der Umgebung sehr ähnlich, z. B. Rebhühner, so daß man von einer besonderen Schutzfarbe gesprochen hat. Da ich über Schutzfärbung schon an anderen Stellen ausführlich gesprochen habe (vgl. S. 337 ff.), so will ich mich hier darauf beschränken, nur einiges anzuführen. Zunächst muß ich hier, wie bei den Säugetieren, betonen, daß es ursprünglich keine Farbe bei den Vögeln gibt, die nicht schützt. Wie die Farbe des Säugetierfelles ist auch die des Vogelkleides eine stumpfe, weil die sie zusammensetzenden Komponenten keine ebene, also reflektierende, leuchtende Fläche bilden, sondern aus einzelnen Spitzen, eben den Enden der Federn bestehen.

Soll aber aus irgendeinem Grunde eine auffällige Stelle geschaffen werden, so bekommen die Federn Metallglanz, wie es z. B. beim Entenspiegel der Fall ist, über dessen Bedeutung uns Heinroth aufgeklärt hat. In der Ruhe ist der Spiegel nicht sichtbar, sondern nur bei ausgebreiteten Schwingen, also wenn der Vogel fliegt. Außerdem ist er fast nur auf die Armschwingen beschränkt, d. h. auf die Teile des Flügels, welche beim Flug am langsamsten schwingen, so daß also der Spiegel auch beim Fliegen gut sichtbar ist. Da der Spiegel bei der Balz keine Rolle spielt, muß er eine andere Bedeutung haben. Und Heinroth sieht denn im Spiegel ein Richtungs- und Erkennungsmittel für die dahinter fliegenden Vögel.

Wo die Schillerfarben infolge schnellen Flügelschlages nicht genügend zur Geltung kommen würden, wie bei den Tauchenten, fehlt der metallische Glanz. An seine Stelle tritt das scharf abgesetzte Weiß, welches den Spiegel einfaßt. Wie wir überhaupt scharf abgesetztes Weiß an auffälliger Stelle häufig als Erkennungsmittel finden. Dies ist eine andere Art, die natürliche Schutzfärbung aufzuheben. So haben auch die spiegellosen eigentlichen Gänse im Fluge häufig einen weißen Flügelbelag, stets aber durch weiße Schwanzdecken oder helle Steuerfedern verursachte leuchtende Stellen, gewissermaßen als Leitstern für die folgenden. Und Heinroth hebt mit Recht hervor, daß die einzige Dendrocygna, die keinerlei helle Farbe hat, an Stelle des optischen ein akustisches Lockmittel besäße. Dieses besteht in einem zungenartigen Fortsatz der Innenfahne der äußersten Handschwinge, der beim Fliegen ein Pfeifen hervorruft.

Hiermit haben wir einen Grund erkannt, der zur Aufhebung der Schutzfärbung führen kann.

Tritt nun aus besonderen Gründen eine sehr glänzende, auffallende Farbe auf, so ist das nur bei Vögeln der Fall, die auf andere Weise hinreichend geschützt sind. „Schönheit des Gefieders wird von der natürlichen Auslese nur gestattet, wenn die Sicherheit des Vogels durch seine Intelligenz oder durch hohe körperliche Ausbildung, große Flugfähigkeit, Stärke, Wasserleben, verborgene Lebensweise usw. garantiert wird. Im allgemeinen be-



sitzen hochentwickelte Vögel auffallende Farben, z. B. Raben, Schwäne; auch Kleinheit ist oft Sicherheit, z. B. Kolibris und Nektarinien," sagt Gadow. Aber auch hier müssen wir bedenken, daß selbst in der Nähe leuchtende Farben auf gewisse Entfernung hin verschwinden. Diese Beobachtung habe ich gemacht, als ich mich vor einigen Jahren bemühte, im Berliner zoologischen Garten Enten kennen zu lernen. Wenn ich mir die Farben vor den Käfigen auch noch so gut eingepreßt hatte, wollte es mir nie gelingen, die Enten auf den Teichen wieder zu erkennen, bis ich mir klar wurde, daß man auf die selbst geringe Entfernung bei Teichen, d. h. auf wenige Meter, die Farbe überhaupt nicht mehr sieht. Selbst das lebhaft gefärbteste, bunteste Entenmännchen erscheint, abgesehen von weißen Stellen, einfarbig schwarz. Schwarz erscheint aber auch jeder Vogel im Fluge, natürlich immer abgesehen von Weiß und sehr lebhaften Schillerfarben. Den besten Beweis für das vorstehend Erläuterte bilden die Eulen, die Nachtschwalben und andere nächtliche Vögel. Ihnen hätten lebhaftere Farben sicher nicht geschadet, denn „bei Nacht sind alle Katzen grau“, selbst die buntesten. Für die Eulen hätte also kaum eine Veranlassung vorgelegen, eine besondere Schutzfärbung zu erwerben. Es lag aber auch keine Veranlassung vor, bunte Farben hervorzubringen, denn sie wären ja doch nicht wahrgenommen worden. Es geht hieraus deutlich hervor: Die einfache, schützende Färbung ist die ursprüngliche, und nur, wenn besondere Veranlassung vorlag, wurden lebhaftere Farben erworben. Wir haben also nicht Ursache der Schutzfärbung nachzufragen, sondern wir müssen uns wundern, wenn ein Vogel oder ein anderes Tier keine Schutzfärbung hat. Und dann müssen wir nach der Ursache forschen. Das alles heißt aber nichts anderes, als daß der Vogel nicht durch die Art, das Muster, sondern durch die Struktur seiner Färbung geschützt ist.

Dazu kommt noch, daß auch abnorm gefärbte Vögel leben und daß sich nicht erweisen läßt, daß sie schlechter leben als ihre normalen Artgenossen. Ferner zeigen manche Vögel eine große individuelle Variabilität an demselben Orte. So erscheint der Bartgeier in einem rostfarbenen und einem weißen Kleid. Das Gefieder des Mäusebussards ist so verschiedenartig, daß sich schwer zwei ganz gleiche Individuen finden lassen. Beim Waldkauz ist die graue und die rotbraune Abänderung so verschieden, daß Linné zwei Arten, *Strix aluco* und *Strix stridula*, daraus machen wollte. Ogilvie Grant unterscheidet beim schottischen Moorhuhn beim Hahn drei, bei der Henne fünf Hauptfärbungstypen, von denen hier nur die rote, die schwarze und die weißfleckige als am meisten differente genannt seien.

Ferner müssen wir bedenken, daß viele Vögel, wie z. B. gerade große Raubvögel, eine Reihe von Jahren gebrauchen, bis sie ihr definitives Kleid erhalten. Ist doch z. B. der junge Steinadler von Naumann als eigene Art (*Falco fulvus*), auf Grund der Färbung, vom alten abgetrennt worden.

Wir müssen da entweder annehmen, daß die Jungen das besser schützende Kleid tragen, das sie besser ihrer Beute verbirgt, oder die Alten. Beides aber würde zu unhaltbaren Ansichten führen; denn im ersten Fall müßte im individuellen Leben eine Entwicklung vom Zweckmäßigen zum Unzweckmäßigen stattfinden, im zweiten Fall würden aber die schwächeren und weniger erfahrenen Jungen die schwereren Lebensbedingungen haben, was wieder unwahrscheinlich ist.

Schließlich sei noch daran erinnert, daß Vögel, die ganz verschiedene Lebensweise haben, wie Kuckuck und Sperber, ähnliche Zeichnung aufweisen. Auch der wegen der Ähnlichkeit der Zeichnung als Sperbergrasmücke benannte Vogel ist hier zu erwähnen. Das muß natürlich einen Grund haben. Und das ist es, worauf ich kommen wollte: wir müssen bei der Färbung, wenn wir sie verstehen wollen, wie wir es auch sonst tun, nach der Ursache suchen und nicht nach dem Zweck. Denn der Zweck kann wohl die augenblickliche Bedeutung von etwas Vorhandenem erklären, aber nie dessen Zustandekommen. Es war erst die Eigenschaft da, bevor sie benutzt werden konnte. Diese Ursache muß, zum Teil wenigstens, auf äußere Wirkungen zurückgeführt werden; denn der Vogel ist, worauf mich Dr. Heinroth einmal aufmerksam machte, ein Tier, das „gewissermaßen von außen angestrichen ist“. Es sind nämlich die Federn nur soweit gefärbt, wie sie bei voller Entfaltung des Gefieders von außen sichtbar sind. Alle anderen Teile sind weiß. (Eine Ausnahme machen nur die Daunen einiger Entenvögel, welche ihre Eier damit bedecken [vgl. S. 409].)

Einen kleinen Einblick in die Entstehungsursache der Farben bei den Vögeln haben wir insofern schon, als wir wissen, daß manche Farben vom Futter beeinflusst werden. Wir haben bei der Vogelfeder zwei Arten von Farben zu unterscheiden, nämlich Pigmentfarben und Strukturfarben.

Die Pigmentfarben werden durch ein bezügliches Pigment hervorgerufen. Solche Pigmente sind: ein schwarzes: Zoomelanin; drei rote: Zooerythrin, mit dem das Tetraoerythrin aus der Rose des Auerhahns identisch ist, Zoorubin und Turacin; ein gelbes: Zooxanthin, das wohl dem grüngelben Zoofulvin verwandt ist, und ein grünes: Turakoverdin, das sich jedoch nur beim Bananenfresser (Musophagiden) findet. Eigentümlicherweise färben die Federn dieses Vogels ab, wenn sie naß geworden sind, so daß das Wasser, in dem er badet, eine schwach rote Färbung bekommt.

Nach Köllikers Untersuchungen zeigen sich zuerst in der Epidermis der Federpapillen Pigmentzellen. Die Zellen gehen zugrunde und das Pigment tritt bei der Bildung der Federn in dieselben über. Somit erscheint das Pigment als Produkt des mittleren Keimblattes. Diese Beobachtung ist wichtig, da sie uns die Einwirkung der Nahrung auf die Farbe erklärlich macht.



Bekannt ist, daß Kanarienvögel als Folge von Fütterung mit Cayennepfeffer rot werden. Dasselbe ist bei weißen Hühnern beobachtet. Sehr fettreiches Futter ruft bei Stieglitzen, Zeisigen usw. Melanismus hervor. Wenn manche Vögel in der Gefangenschaft nicht so lebhafte Farben bekommen als in der Freiheit, z. B. das Rot des Dompfaffen, so beruht dies



Fig. 316. Zwei prismatische Zellen (ZZ) aus einer blauen Feder. (Nach Marshall.)  
P braune Pigmentschicht; SS oberflächliche Hornschicht; r, r Lichtstrahlen ablenkende Längsritze auf den prismatischen Zellen.

wohl auf der anderen Zusammensetzung des Futters. Auch die Flamingos sollen ihre Farbe bei ausschließlichem Pflanzenfutter verlieren, wie Brehm berichtet. Doch konnte ich im Berliner zoologischen Garten für diese Behauptung keine Bestätigung erhalten.

Alle diese Farbenveränderungen treten natürlich nicht mehr im fertigen Gefieder ein, sondern nur, wenn zur Zeit der Neubildung der Federn entsprechend gefüttert wird, und verlieren sich bei der nächsten Mauser.

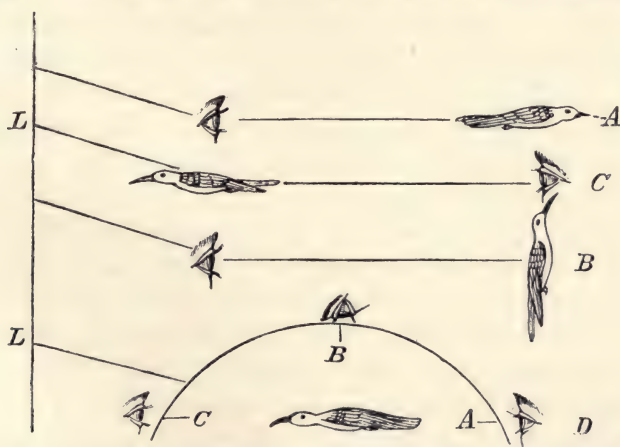


Fig. 317. Schema zur Erläuterung der Farbenänderungen der Schillerfarben.  
Die drei Normalstellungen. (Nach Gadow.)

Merkwürdigerweise sollen es die Indianer verstehen, auch die Farbe gewisser Papageien zu ändern. Und diese künstliche Farbe soll dann dauernd bestehen auch noch nach erfolgter Mauser. Doch scheint es sich hierbei stets um eine besondere Behandlung der Haut zu handeln (vgl. S. 227).

Natürlich lassen sich durch diese Eingriffe nicht alle Farben verändern,

nicht einmal alle Pigmentfarben. Aber doch scheinen mir hierin wichtige Winke zu liegen, nach welcher Richtung wir der Ursache der Farbenbildung weiter nachzuforschen haben. Gar nicht lassen sich natürlich auf diesem Wege die Strukturfarben beeinflussen, denen wir uns jetzt zuwenden wollen. Von diesen können wir wieder zwei Arten unterscheiden:

1. Objektive Strukturfarben, die auf einer Kombination von Pigment mit einer besonderen Struktur der farbig erscheinenden Federteile beruht. So ist z. B. blaues Pigment noch nicht gefunden. Blaue Federn enthalten orangefarbenes oder braunes Pigment. Über dem Pigment liegt eine farblose, lamelläre Hornhülle. Darin eingebettet befindet sich eine Lage auf der Pigmentschicht stehender polygonaler lichtbrechender Zellen (s. Fig. 316). Dieser ganze Aufbau läßt die Feder blau erscheinen, wenn auch im einzelnen noch verschiedene Unklarheiten im Verständnis herrschen. Daß aber die blaue Farbe durch Struktur hervorgerufen wird, geht daraus hervor, daß sie schwindet und bloß die bräunliche des Pigments bleibt, wenn die Struktur durch Walzen und Hämmern zerstört wird.

2. Subjektive Strukturfarben. Es sind die Schiller- oder metallischen Federfarben. Diese wechseln je nach der Stellung der Feder zum Lichte. Sie können erzeugt werden durch Reflexion des Lichtes von glatter Oberfläche, durch Diffraction. Ferner gehören hierher Interferenzfarben dünner Plättchen und Gitterfarben, die durch ein System feinsten Lichter hervorgerufen werden. G a d o w, der sich eingehend mit der Strukturfarbe beschäftigt hat, hat festgestellt, daß eine metallische Feder in einer Höhe mit dem Auge schwarz erscheint. Bewegt sich das Auge nun in einem Halbkreis (Fig. 317) ansteigend von A über B nach C über der Feder, so erscheint nach und nach die Feder in allen Farben, die sie überhaupt zeigen kann. Und zwar erscheinen die Farben in der Reihenfolge wie im Sonnenspektrum.

Diese besprochenen Farben, die natürlich auf einer Feder nicht gleichmäßig aufzutreten brauchen — es gibt ja gebänderte, getupfte, Federn mit Augen usw. —, setzen das Farbenmuster des Vogelkleides zusammen. Erwähnt sei hier, daß E i m e r die Sprenkelung als die ursprünglichste Zeichnung des Vogelkleides ansah. Auf sie sind alle anderen, auch die Augenfedern des Pfauenschwanzes, zurückzuführen. Aus der Sprenkelung ging Querstreifung hervor. Die queren Streifen zerfielen in Tüpfel, und aus deren Verschmelzung entstand Längsstreifung. Ihm ist K e r s c h n e r entgegengetreten, welcher als phylogenetische Reihenfolge der Streifung Querstreifung, Längsstreifung, Fleckung annahm.

---



### III. Lebensäußerungen der Vögel in Beziehung zu anderen Lebewesen.

---

#### A. Gleicher Art.

##### 1. Verhalten der Geschlechter.

Sekundäre Geschlechtsmerkmale. Die sekundären Geschlechtsunterschiede bei den Vögeln sind außerordentlich mannigfaltig. Darwin hat ihnen in seiner „Abstammung des Menschen“ allein drei Kapitel gewidmet.

Wollen wir eine Einteilung versuchen, so können wir sie in physiologische und anatomische einteilen, wobei es zweifelhaft ist, ob die erste Klasse überhaupt zu Recht besteht. Denn der Gesang bzw. die verschiedene Stimme beider Geschlechter beruht doch im Grunde genommen auf verschiedenem Bau des Kehlkopfes. Und der Moschusgeruch der männlichen *Cairina moschata* scheint mir nicht genügend sichergestellt zu sein. Denn Heinrich bemerkt, er habe ihn bei den zahlreichen, ihm durch die Hände gegangenen Exemplaren der Moschusente nie bemerkt.

Vielleicht kann man zu diesen physiologischen Unterschieden noch die verschiedene Art des Mauserns rechnen. So mausert der Erpel zweimal im Jahr, die Ente nur einmal. Bei dem schottischen Moorschneehuhn mausern beide Geschlechter zu verschiedener Zeit, der Hahn im Herbst und Winter, so daß er kein besonderes Sommerkleid hat, die Henne im Sommer und Herbst, so daß ihr ein eigentliches Winterkleid fehlt.

Schließlich gehören hierher auch die verschiedenen Formen der Balzbewegungen, von denen wir noch eine Anzahl kennen lernen werden. Es ist bei ihnen allerdings zweifelhaft, ob sie nicht unter das Kapitel vom Zusammenleben der Geschlechter gehören. Es steht aber beides in innigem Zusammenhang und so soll es hinter den anatomischen Unterschieden zusammen behandelt werden.

Wichtiger und bedeutender sind die anatomischen Unterschiede.

Beginnen wir zunächst mit den inneren, äußerlich nicht sichtbaren. Sie betreffen wohl ausschließlich die Ausbildung der Stimmorgane. Bei dem

wilden Schwan und bei *Beviki's* Schwan dringt im männlichen Geschlecht die Luftröhre tiefer in das Brustbein als beim weiblichen. Auch beim schwarzen Storch und Kranich zeigt ihr Verlauf geschlechtliche Differenzen. Bei den Anatiden und einigen Columbiden rücken die Ringe des unteren Teiles der Trachea zusammen und verschmelzen oft zu einer knöchernen Trommel. Bei *Anas punctata* ist sie allerdings in beiden Geschlechtern ziemlich gleich. Diese Trommel gibt dem Männchen eine ganz andere, aber durchaus nicht stärkere Stimme, als sie das Weibchen hat.

Bei den Singvögeln ist mit der Vergrößerung des Organes der Stimmerzeugung eine erhebliche Verstärkung im männlichen Geschlecht eingetreten. Alle Teile, besonders aber die Muskulatur, sind kräftiger geworden, und durch den großen Hohlraum unter dem Labium internum (Fig. 318 u. 319) ist ein guter Resonanzboden für die Stimme der Männchen geschaffen.

Auch auf andere Weise werden Töne erzeugt, die „Instrumentalmusik“ vieler Autoren. Spechte schlagen mit ihrem Schnabel an hohle Bäume. Die Bekassine ruft das bekannte „Meckern“ ihres Balzfluges, das ihr den Namen Himmelsziege verschafft hat, mit den Federn ihres Schwanzes hervor. Sie werden beim Absturz fächerförmig ausgebreitet und mit Hilfe von Flügelschlägen in Vibration gesetzt.

Auch von anderen Vögeln werden wir Ähnliches hören.

Andere Vögel, wie die Tauben, verstehen die Flügel klatschend über dem Rücken zusammenzuschlagen.

Ferner finden wir erhebliche Unterschiede im Gefieder. Die Männchen einer großen Anzahl Vögel sind durch besonders schöne, glänzende Farben oder zierlich geformte Federn ausgezeichnet. Diese charakteristischen Unterschiede können, wie z. B. bei dem Hahn, das ganze Jahr bestehen, oder aber sie erscheinen zur Paarungszeit, in welchem Falle wir, wie bei den Enten, von einem Hochzeitskleid sprechen. Bei diesen Vögeln besteht das Hochzeitskleid den größten Teil des Jahres und wird nur im Hochsommer während der Mauser von einem einfachen unscheinbaren Kleid abgelöst. Es kann aber auch vorkommen, daß beide Geschlechter prächtig gefärbt sind und sich doch erheblich unterscheiden, wie bei den Edelpapageien, wo die Weibchen rot, die Männchen grün sind. Schließlich gibt es auch Fälle, wo die Weibchen schöner gefärbt sind wie die Männchen. Als Beispiel dafür nenne ich nach *Darwin* die Goldschneppen.

In diesem Fall sind auch die Weibchen größer als die Männchen. Das ist auch sonst noch in einigen Fällen beobachtet, so bei Raubvögeln. Von unseren beiden Asturiden ist bei *Astur palumbarius* L., nach *Schäff*, das Männchen 50—55 cm, bei *Accipiter nisus* 30—32 cm lang, die Weibchen aber 60—68 bzw. 36—40 cm oder, was vielleicht klarer ist, das Sperberweibchen wiegt 300 g, das Männchen etwa 150 g. Bei den Wassertretern und Lauf-



hühnern übertrifft das Weibchen das Männchen ebenfalls an Größe. Über *Turnix sylvatica* Desf. finde ich bei Brehm folgende Zahlen: Länge des Männchens 15, des Weibchens 19 cm.

Meistens ist aber das Umgekehrte der Fall, wie wir das von unseren Hühnern und Enten wissen. Der Auerhahn hat z. B. bei einer Länge von 100—110 cm ein Gewicht bis 7,5 kg, durchschnittlich 5,4 kg, die Auerhenne wiegt dagegen nicht über 5 kg, durchschnittlich 4,5 kg und ist 60—70 cm lang.

Dazu kommen als fernere Unterschiede häufig noch Waffen, die allein

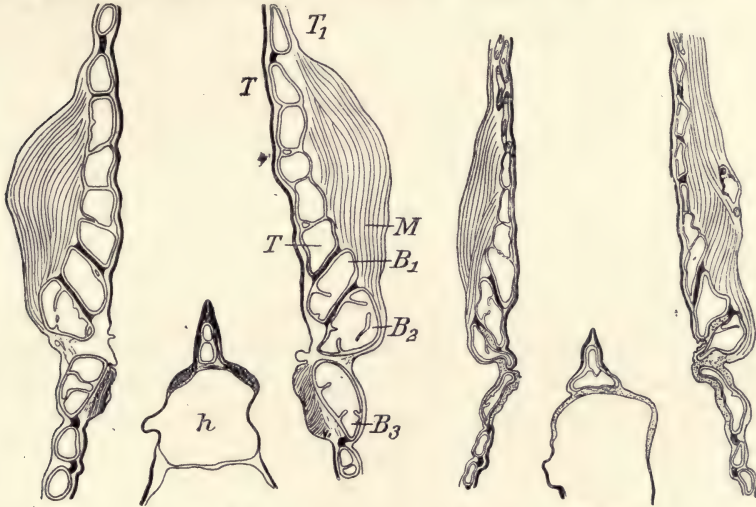


Fig. 318.

Fig. 319.

Fig. 318 und 319. Syrinx der männlichen (Fig. 318) und der weiblichen (Fig. 319) Amsel. (Nach Häcker.)

$T_1$  Trachealring;  $T$  Trommel;  $M$  Muskulatur;  $B_1, B_2, B_3$  erster bis dritter Tracheasack;  $h$  ventralwärts offener Hohlraum, Abschnitt des vorderen thorazischen Luftsackes.

bei den Männchen oder wenigstens bei ihnen stärker als beim Weibchen ausgebildet sind.

Es sind dies etwa die Kategorien, in die wir die geschlechtlichen Unterschiede bei den Vögeln einteilen können. Auf weitere Einzelheiten einzugehen, verbietet mir der Raum, da es nicht möglich ist, den Gegenstand einigermaßen erschöpfend zu behandeln. Es sei diesbezüglich auf die schon erwähnten Kapitel bei Darwin und auf Brehm verwiesen. Das eine oder andere wird im folgenden noch erwähnt werden.

Manchmal führen die auszeichnenden Charaktere des einen Geschlechtes dazu, daß seine Beweglichkeit dadurch gehindert wird. Bei der männlichen Fahnennachtschwalbe (*Macrodipteryx*) verlängert sich der nackte Schaft der neunten Handschwinge auf 43 cm und setzt dann eine 16 cm lange, breite Fahne an. Dieses rund 60 cm lange Gebilde ist natürlich dem nur 21 cm langen Vogel beim Fluge sehr hinderlich. Bei den Paradiesvögeln zeichnen sich die Männchen durch prachtvollen Metallglanz oder ganz

ungewöhnliche Bildung der teils zerschlissenen oder teils in lange Borsten auslaufenden oder in Federbüsche zusammengestellten Federn des Rückens, des Schwanzes oder der Seiten aus. Bei anderen Vögeln, wie bei unserem Auerhahn, den Leierschwänzen, vielen Kolibris, Witwenvögeln, sind im männlichen Geschlecht ständig oder nur im Hochzeitskleid die Federn des Schwanzes stark verlängert. Bei den Leiernachtschwalben wird die äußerste Schwanzfeder fast dreimal so lang als der Leib, sie erreicht bei *Macropsalis lyra* 685 mm Länge. Bei dem Pfau wird die lange Schleppe von den Unter Rückenfedern gebildet, während die Schwanzfedern nur relativ kurze, kräftige Stützen dafür beim Radschlagen sind.

Alle diese Bildungen sind aber, so schön sie auch sind, geeignet, den Vogel wesentlich in seiner Bewegung zu hindern, also ihn direkt zu schädigen bei den Verfolgungen durch Feinde. Kommt dazu noch hoher Glanz der Federn oder lauter anhaltender Gesang, der den Vogel womöglich, wie dies beim balzenden Auerhahn der Fall ist, für seine Umgebung taub macht, so ist die Gefährdung nach größer, da der Vogel direkt die Aufmerksamkeit seiner Feinde auf sich lenkt.

Wenn also trotz aller dieser Nachteile dennoch eine große Anzahl Vogel-männchen derart geschmückt sind, so muß das einen Grund von so einschneidender Bedeutung haben, daß alle diese Nachteile davon überwogen werden. Es ist dies ein so wichtiges Problem, daß es schon viele Forscher beschäftigt hat. Darwin, Wallace, Spencer u. a. haben sich um seine Lösung bemüht.

Darwin hat zunächst für besonders auffallende Merkmale, wie es die Augen in der Schleppe der Pfauen oder am Gefieder des Argusfasans sind, gezeigt, daß selbst so extreme Fälle durch Abstufungen mit einfachen verknüpft sind. Ebenso wie Häcker gezeigt hat, daß selbst der komplizierteste Gesang der Vögel aus einfachen Lautäußerungen entstanden ist. Daraus läßt sich mit Recht schließen, daß selbst die tiefgreifendsten Unterschiede sich langsam herausgebildet haben. Und Darwin meinte, sie seien durch die Weibchen ausgelesen, welche jedesmal den besten Sänger oder das schönste Männchen erwählt haben.

Demgegenüber macht Wallace geltend, daß eine bewußte Auswahl seitens der Weibchen schwerlich statfinde. Und Spencer kam so zur Auffassung von einem Überschuß an Lebensenergie. Für Stimmäußerungen mag seine Schule vielleicht recht haben, für Farben aber, namentlich soweit sie Strukturfarben sind, ist wohl die Annahme, daß sie ein Ausdruck erhöhten Stoffwechsels seien, abzuweisen. Außerdem wachsen dem Pfau seine langen Federn ja gerade nach der Brunstzeit.

Groos setzte dann an Stelle der bewußten Zuchtwahl die unbewußte, indem das Weibchen den es geschlechtlich stärker erregenden Mann unbewußt bevorzuge.



Ich glaube, um alle die verschiedenen Erscheinungen, welche im Leben der Vögel eine Rolle spielen, zu kennen, ist eine viel genauere Kenntnis der Vögel nötig, wie wir sie zurzeit haben. Wir müssen, um alles zu durchschauen, jeden einzelnen Laut des Vogels verstehen, wie dies Voigt für die deutschen Singvögel, jede Bewegung deuten können, wie dies Heinrich für eine Anzahl Schwimmvögel zu erforschen trachtete. Und so soll denn auf Grund dessen, was wir wissen, eine Erklärung versucht werden.

Wir müssen dabei davon ausgehen, daß durch die männlichen Charaktere auf zwei Sinne gewirkt werden soll: 1. auf den Gesichtssinn (Federn, Farbe, Hautauswüchse, Tänze); 2. auf das Gehör (Töne). Es fragt sich nun: Sind beide für Wirkungen auf das Weibchen berechnet? Die Waffen sind es sicher nicht. Für gewöhnlich finden sich nämlich beide getrennt, nur in wenigen Fällen, wie bei den Hühnern, ist Schönheit mit besonderer Stimme vereint. Die höchste Stufe erreichen wohl Tiere, die wie der Pfau oder Truthahn außer Schönheit des Gefieders besonders imponierende Balzstellungen besitzen und gleichzeitig durch besondere Töne — der Truthahn durch sein Kollern, der Pfau durch Aneinanderreiben der zum Rad gestellten Schwanzdeckfedern — noch besonders die Aufmerksamkeit auf sich lenken. Taube und Nachtschwalbe schlagen die Flügel klatschend über dem Rücken zusammen, um die Aufmerksamkeit auf ihre Flugkünste zu lenken. Ähnlichem Zweck dient wohl das Geräusch, das Bekassine und Nachtfalke (*Chordeiles virginianus*) mit ihren Federn hervorrufen, wenn sie sich bei ihren Balzflügen plötzlich von der großen Höhe herabstürzen.

Die Stimme der Vögel ist durchaus keine Neuerwerbung dieser Tiere; wir fanden sie schon bei den Reptilien und Amphibien. Bei ihnen dient sie unleugbar dem Zweck, das Zusammenfinden der Geschlechter zu ermöglichen, sekundär mag sie dann auch mal zum Erschrecken eines Feindes benutzt werden. Ausgelöst wird die Stimme bei den Kaltblütern, wenn man von dem letzteren Fall absieht, wohl vom Geschlechtstrieb. Natürlich sind sie sich dessen nicht bewußt, sondern es muß ein gewisses Wohlgefühl, ein Kraftüberschuß im Sinne Spencers, beispielsweise die Frösche dazu bringen, ihre Stimme ertönen zu lassen.

Dieselbe Bedeutung wird ursprünglich die Stimme der Vögel gehabt haben, wozu vielleicht ein Laut genügte. Die ausgedehnte Pflege für die Jungen macht eine Verständigung mit diesen nötig, sie führt übrigens einerseits zu mehr oder minder langem Beisammensein der Eltern, anderseits zur Verbindung von Vögeln zu Schwärmen. Je komplizierter diese Verbindungen wurden, um so größere Anforderungen wurden an die gegenseitige Verständigungsmöglichkeit gestellt. Es mag da bald die Modulationsfähigkeit, die ein Ton erlaubte, nicht ausgereicht haben. Und die Töne werden verschiedenartig gewesen sein, je nachdem, ob der Vogel auf dem Zug seinen Genossen Signale gab, ob er die Jungen warnte oder ob er sein Weibchen

rief. Mit dieser Spezialisierung war die erste Grundlage des Gesanges gegeben.

Auf ähnliche einfache Grundlagen, die zunächst mit der Balz nichts zu tun haben, können wir vielleicht auch alle Balzstellungen zurückführen.

Bei manchen Vögeln nimmt das Männchen während der Bewerbung Gras oder Zweige in den Schnabel und wirft sie hoch oder tut, als ob es das Weibchen füttern will, ja füttert es auch wirklich. Hier ist ein Teil der Pflege für die Jungen in den Balztanz mit übernommen.

Das kommt aber nicht bei allen Vögeln vor. Es muß für diese ein anderer Ausgangspunkt gesucht werden.

Ein durch ein plötzliches Ereignis erschrockener Vogel wird unwillkürlich, wie ja auch der Mensch, durch irgendeine Bewegung auf das Erschrecken reagiert haben. Diese ursprünglich bedeutungslose, rein reflektorische Bewegung ist von den ja sehr scharf ihre Umgebung beobachtenden Vögeln, besonders den Jungen, als Zeichen der Furcht oder, mit anderen Worten, als Warnzeichen erkannt worden. Infolge Naturzüchtung ist dieser Reflex weiter ausgebildet, er ist eine reine Instinkthandlung geworden, die sogar von artfremden Vögeln verstanden wird.

Der Vogel führt aber die Warnbewegung oder stößt den Warnschrei heute instinktmäßig immer aus, auch wenn niemand vorhanden ist, für den er berechnet sein könnte, wie Heinroth in seiner Brautente ausführt.

Ebenso instinktmäßig geschehen heute wohl die Bewegungen, wodurch eine Ente anzeigt, wenn sie auffliegen will. Auch sie sind wohl aus ursprünglich nötigen Bewegungen hervorgegangen.

Auch als Arterkennungsmerkmal mögen solche Bewegungen ursprünglich gedient haben. Hierfür spricht wohl die gemeinsame Begrüßungsart aller sich begegnenden Enten, soweit sie keine feindlichen Absichten haben. Sie tauchen dabei die Schnabelspitzen ins Wasser und machen die Bewegung des Trinkens.

Schwieriger ist eine Zurückführung der Farbe auf vom Geschlechtsleben unabhängige Elemente. Weiß und Schwarz sind wohl sicher ursprünglich artliche Erkennungszeichen gewesen, zumal wenn es sich, wie das Schwarz am Kopf unserer Würger, scharf von hellerer Umgebung abhebt. Dasselbe gilt für Weiß. So hat Heinroth die Erfahrung gemacht, „daß auf eine fliegende Anatide, die weißen Flügelbug hat, alle diejenigen Formen durch Lockstimme usw. reagieren, welche diese Färbungsweise ebenfalls haben, auch wenn die Vögel sonst gar nicht verwandt sind“. Nach seiner Beobachtung kümmern sich z. B. Kasarkaenten um vorüberfliegende Graugänse nicht, reagieren aber sofort, wenn eine weißbugige Cairina vorüberstreicht, oder schließen sich auch den ebenso gefärbten Nilgänsen an, um die sie sich im Sitzen nicht kümmern.

Für andere Farben, besonders bunte, scheinen aber keine derartigen



Beobachtungen vorzuliegen, so daß es zweifelhaft erscheinen muß, ob sie ähnliche Bedeutung haben.

Wenn nun alle diese ursprünglich in beiden Geschlechtern vorhandenen Anlagen in einem Geschlecht in so ausgezeichneter Weise gesteigert sind, wie bei vielen Vogel Männchen, so muß das seinen Grund haben, und diesen Grund dürfen wir wohl mit Darwin in der geschlechtlichen Zuchtwahl sehen, die seitens des Weibchens geübt wird, wobei es zunächst gleichgültig ist, ob das Weibchen bewußt oder unbewußt wählt.

Diese Zuchtwahl hat, wie alle neueren Forscher, die sich mit diesem Gegenstand beschäftigt haben, annehmen, ihre Ursache in der Sprödigkeit des Weibchens. Diese Sprödigkeit soll dann wieder dadurch nötig geworden sein, daß zur Begattung eine gewisse Erregung des Nervensystems erforderlich sein soll. Das mag richtig sein, aber es scheint mir so, als ob dabei von vielen Autoren Begattung und Befruchtung gleich gesetzt worden ist. Daß aber für die Befruchtung ein solcher Erregungszustand nicht nötig ist, geht aus den zahlreichen künstlichen Befruchtungen hervor, wie sie jetzt z. B. in der Tierzucht vielfach bei Pferden, aber auch bei anderen Tieren mit Erfolg vorgenommen werden.

Und gerade in der Leichtigkeit, welche eine Befruchtung ermöglicht, scheint mir die Ursache für die Sprödigkeit der Weibchen zu liegen. Es soll diese Sprödigkeit eben nur von den eigenen Artgenossen überwunden werden, um so eine weitgehende Vermischung zu vermeiden. Und gerade bei den Vögeln scheinen derartige Schranken besonders nötig zu sein, denn wir sehen ja, wie sich oft recht fernstehende Arten verbinden.

Ich will hier nur einige recht auffällige Bastarde erwähnen, wie die zwischen Haushuhn und Fasan, Fasan und Birkhuhn, Fasan und Auerhuhn, Auerhuhn und Birkhuhn, Säger und Ente u. a. m.<sup>1)</sup> Wir sehen also, wie leicht bei der Fortpflanzung der Vögel artliche, ja sogar generische Schranken durchbrochen werden. Um wieviel mehr wird das der Fall bei jenen geringeren Unterschieden sein, wonach wir heute Unterarten unter ternärer Bezeichnung unterscheiden. Diese Unterarten sind aber nichts anderes als auf das genaueste an die Bedingungen eines kleinen, vom Nachbargebiet in biologischen Einzelheiten verschiedenen Gebietes angepaßte Rassen der einzelnen großen Arten. Daß es der Natur natürlich auf Erhaltung

---

<sup>1)</sup> Weitere Beispiele in: A c k e r m a n n, Tierbastarde. Das Vorkommen dieser Bastarde erklärt sich vielleicht im Einklang mit Beobachtungen im Berliner zoologischen Garten so: Die Sprödigkeit der Weibchen scheint nur zu Anfang der Fortpflanzungsperiode zu bestehen. Sie macht im Gegenteil, wenn die Zeit fortgeschritten ist und das Weibchen keinen Mann gefunden hat, einer gewissen Geilheit Platz, die es dazu treibt, sich jedem beliebigen Männchen anzubieten. Das steht natürlich nicht im Widerspruch mit dem Gesagten; denn auch dann noch wird das Weibchen soweit als möglich den eigenen Artgenossen bevorzugen.

dieser so genau angepaßten Unterarten ankommen muß, ist selbstverständlich; denn sonst müßte ja in jedem Individuum jedesmal die nötige Anpassung wieder vorgenommen werden.

Und das, was jene so nötige Trennung aufrecht hält, erblicke ich in der Sprödigkeit des Weibchens beim Fortpflanzungsakt, welche vom Männchen überwunden werden muß. Es ist in der Beziehung *Heinroths* Nachweis wichtig, daß bei Enten ein Begattungsakt eines zusammengehörigen Paares ohne vorherige Paarungseinleitung undenkbar ist, daß aber derartige Paarungseinleitungen naturgemäß wegfallen, wenn ein Männchen ein fremdes Weibchen notzüchtigt.

Dafür, daß solche Bewegungen die Begattung fremder Arten hindern können, habe ich zunächst zwar keinen Beweis. Im Gegenteil sind die Begattungsaufforderungen bei allen Anatiden so ähnlich, daß sie von allen Arten verstanden werden. Aber *Heinroth* führt ein Beispiel eines Paares *Cygnus olor* Gm. männlich und *Cygnus buccinator* Richards weiblich an. Bei beiden Arten ist das auf die Begattung folgende Nachspiel so verschieden, daß es bei jenem Paar dabei jedesmal zu Mißverständnissen und Schlägereien kam. Es läßt sich also denken, daß auch die Paarungseinleitungen so verschieden werden, daß sie von benachbarten Arten nicht mehr verstanden werden.

Warum nun gerade das Männchen der werbende aktive Teil, das Weibchen der passive ist, das ist eine der vielen Fragen, die wohl kaum jemals beantwortet werden können. Vielleicht spielt dabei auch ein weit zurückliegender Zufall mit. Denn daß es auch umgekehrt sein kann, zeigen die Laufhühnchen und Wassertreter, bei denen gerade die Weibchen beim Geschlechtsakt die aktiven Partner sind. Die Erklärung für das Zustandekommen dieser Umkehr ist nicht allzu schwierig, wenn wir sehen, wie sich bei Enten aus Mangel eines Geschlechts gleichgeschlechtliche Paare bilden, und daß in solchem Fall von jedem Partner bis zu einem gewissen Grad die Funktionen des anderen Geschlechts auch in bezug auf Paarungsbewegungen ausgeführt werden.

Für den aktiven Teil kam es nun darauf an, die Sprödigkeit des Weibchens nicht nur zu besiegen, sondern sogar in Bereitwilligkeit umzuwandeln. Hierzu mußte das Männchen nicht nur die Artkennzeichen haben, da doch ein Tier sich im allgemeinen zu einem Artgenossen am meisten hingezogen fühlen wird, es mußte dem Weibchen aber auch als Mann erscheinen, um überhaupt geschlechtliche Regungen in ihm auszulösen. Und je schärfer die männlichen Charaktere ausgeprägt waren, um so leichter wird das Weibchen geschlechtlich zu erregen gewesen sein.

Es bleibt aber hierbei auffallend, daß in demselben Genus sich bei manchen Arten die Männchen stark von den Weibchen unterscheiden, bei anderen nicht. Bei *Chloephaga poliocephala* Sol. und *rubidiceps* Sol. sind beide



Geschlechter annähernd gleich, bei *Chloephaga magellanica* Gm. und *inornata* King auffallend verschieden gefärbt. Zahlreiche tropische Enten, wie *Polionetta poecilorhyncha* Forst., *Anas obscura* Gm., *superciliosa* Gm. sind in beiden Geschlechtern fast gleich gefärbt, wogegen sich doch das Männchen der ihnen nächstverwandten *Anas boschas* L. so sehr vom Weibchen unterscheidet. Und doch ist bei allen die Balz ganz gleich. Wir müssen da wohl annehmen, daß sich die sekundären Geschlechtsmerkmale des Gefieders aus irgend einem Grunde nicht herausbilden konnten, die stimmlichen bestehen aber auch in allen diesen Fällen.

**Paarung und Balz.** Nun sind aber die Erscheinungen der Balz zum Teil sehr kompliziert. Die höchste Komplikation erreichen sie wohl beim Laubenvogel, der aus Pflanzen künstlich geflochtene Laubgänge errichtet, diese mit je nach der Art verschiedenen Gegenständen, wie Muscheln, Knochen, glänzenden Steinen, verziert und dann das Weibchen durch diese Gänge jagt. Aber auch in einfachen Fällen sind die Vorgänge noch verwickelt genug. Ich erinnere an die Balz des Auerhahns mit ihren Tönen und Tänzen, an die Flugs Spiele der Raubvögel oder an den so vielgestaltigen Gesang der Nachtigall, daß es schwer erscheint, sich zu ihrer Entstehung und Steigerung mit einer so relativ einfachen Erklärung zu begnügen, wie sie die geschlechtliche Zuchtwahl ist.

Man bedenke aber, daß sich z. B. der Gesang der Nachtigall nicht nur von dem verwandter Vögel unterscheidet, wie von dem des ihr so ähnlichen Sprossers, sondern auch von dem sämtlicher benachbarter Nachtigallenrassen. Und wir wissen tatsächlich, daß die Nachtigallen in den verschiedenen Gegenden Deutschlands verschieden schlagen. Auch die Balz des Auerhahns soll örtlich verschieden sein. Wie sich bei den Singvögeln manchmal die Arten vorwiegend durch den Gesang unterscheiden, also vorwiegend die Männchen unterschieden sind, können sich bei anderen nichtsingenden Arten die Weibchen ebenfalls sehr ähnlich sehen, aber die Arten sind doch durch die verschiedenen Kleider, Stimmen scharf getrennt. Dies ist z. B. bei *Chasmorhynchus* der Fall. Und bei *Tanysiptera* konnte Schlegel die verschiedenen Arten nur durch Vergleichung der erwachsenen Männchen unterscheiden.

Ferner bestehen die Erscheinungen, die wir als Balz einheitlich bezeichnen, doch aus einer ganzen Menge einzelner Momente, die bei manchen Vögeln zusammen, bei anderen getrennt auftreten, was die Erscheinungen nur kompliziert. Es scheint hieran allerdings noch niemand gedacht zu haben. Ich will mich im folgenden bemühen, einige solche Momente herauszufinden.

Bei den Vögeln, die paarweise leben, sei es dauernd, sei es nur während der Brutzeit, muß eine Vereinigung dieser Paare stattfinden. Ein solches Zusammenfinden der Paare kann unmittelbar mit dem Geschlechtsakt einhergehen. Es braucht es aber nicht. Und ich glaube für eine Trennung der

Vorgänge, welche zur Vereinigung der Paare, und derjenigen, welche den Geschlechtsakt einleiten, Beweise gefunden zu haben. He in ro th erzählt, wie sich im Herbst die Wildenten beiderlei Geschlechts an bestimmten Stellen versammeln. Plötzlich schwimmt ein Weibchen mit vorgestrecktem Hals in merkwürdig eiliger Weise zwischen den Versammelten dahin. Darauf lassen die Erpel das ihnen eigentümliche Pfeifen ertönen und nehmen eine besondere Stellung ein, durch welche ihr Gefieder und besonders die Erpelfedern zur vollsten Geltung kommen. Es herrscht dabei allgemeine Freude, „und man hat die Empfindung, als wenn die Erpel mit ihren schönen Farben und ihrem Balzlaut prahlen wollten“. Und es sind namentlich solche Enten, die noch keinen Erpel haben, also noch ledig sind, welche die Männchen durch die merkwürdige „Koketteriebewegung“ reizen. Es hat dieses ganze Spiel aber mit der Fortpflanzung nichts zu tun. „Ausdrücklich sei bemerkt, daß bei diesem Gesellschaftsspiel die Tiere niemals zur Begattung schreiten, es dient nur dazu, die nähere Bekanntschaft zu machen . . . Gegen das Frühjahr hin haben sich auch die jüngeren Stücke gegenseitig gefunden, und mit dem Eintritt der eigentlichen Fortpflanzungsperiode hört diese Balz vollkommen auf.“ Es hat gewissermaßen erst, um mich einmal menschlich auszudrücken, die Verlobung stattgefunden.

Ob die seltsamen Gewohnheiten der Kampfläufer, die ihnen ihren Namen verschafft haben, auch hierher gehören, ist schwer zu entscheiden. Die Männchen dieser Vögel sammeln sich täglich zur Fortpflanzungszeit an bestimmten Plätzen, wo sie Zweikämpfe miteinander ausfechten. Jedoch machen diese mehr den Eindruck von Spielen, da es keine Sieger und Besiegte dabei gibt. Vielmehr stellt sich jeder Partner nach Beendigung des Kampfes wieder an seinem ursprünglichen Platz außerhalb des eigentlichen Kampffeldes auf. Weibchen scheinen sich nur gelegentlich an diesen Kampfplätzen einzufinden. Es bleibt also der ganze Vorgang dunkel. Seine Beziehung zur Fortpflanzung scheint aber dadurch angedeutet zu sein, daß nur dann die Kämpfe stattfinden, wenn diese Zeit da ist.

Als Vorbereitung zur Paarung, wozu die Aufforderung vom Männchen ausgeht, dienen bei den Enten ganz andere Bewegungen — Auf- und Abbewegen des Kopfes mit wagrecht gehaltenem Schnabel —, die so lange fortgesetzt werden, bis das Weibchen, indem es sich flach auf das Wasser legt, seine Einwilligung zum Vollzuge des Geschlechtsaktes gibt. Bei fremden Weibchen holt der Erpel diese Einwilligung nie ein, sondern notzüchtigt sie, wann und wo er kann.

Die fest zusammengehörigen Paare kann man bei den Anatiden an allerlei Zeichen leicht erkennen. Bei den Wildenten sieht das Männchen seinem Weibchen jede Bewegung sozusagen an den Augen ab und sucht ihm zuvorzukommen. Überall läßt er ihm den Vortritt, kurz, benimmt sich wie der vollendetste Kavalier.



Bei den Gänsen ist ein Paar daran zu erkennen, daß beide gemeinsam ein Triumphgeschrei ausstoßen, wenn der Ganser nach erfolgreicher Vertreibung eines Gegners zu seiner Frau zurückkehrt. Nicht der Begattungsakt ist maßgebend, dieser kann auch vollzogen werden, ohne daß es zu einer dauernden Vereinigung kommt, erst das gemeinsame Triumphgeschrei kündigt das fest vereinte Paar an.

Das Leben anderer Vögel ist wohl noch nicht genau genug erforscht, um auch bei ihnen Ähnliches festzustellen. Wenn aber Hudson von *Sycalis arvensis* Kittl berichtet, daß sich dieser Fink im August auf Pflanzungen versammle und dort stundenlang ohne Unterbrechung singe, daß aber das Männchen während der Bewerbung nur „a feeble, sketchy music“ mache, so liegt es nahe, anzunehmen, daß das erste die Verlobung, das zweite die Aufforderung zur Begattung sei.

Ferner hat Gros aus der Literatur eine ganze Anzahl Fälle zusammengestellt, um zu zeigen, daß junge Vögel im Herbst, also außerhalb der Fortpflanzungszeit, und wenn nach dem Stande der Testikel auch gar keine Paarung statthaben kann, dennoch balzen. *Pica pica* L. soll im August und Oktober, besonders im September ihres Geburtsjahres, ein ebensolches Geschwätz hervorbringen, wie im Frühjahr vor der Paarung. Der junge *Dendrocopus major* L. schwirrt zuweilen im Herbst ebenso wie im Frühjahr. Beide Baumläufer singen, ehe sie das Jugendkleid abgelegt haben, wie die Alten im Frühjahr, nur etwas kurzer und schwächer. Die jungen Haus- und Feldsperlinge lärmen nicht nur wie die Alten, wenn sie sich paaren, sondern blasen auch wie diese die Kehlhaut auf und lassen die Flügel hängen. Der junge Star setzt sich im Herbst, wie das alte Männchen, auf Baumspitzen und singt und flattert sitzend mit ausgebreiteten Flügeln und sträubt die Kehlfedern, kurz, benimmt sich ganz wie der Alte im Frühjahr. Auch der große Laubsänger singt im Oktober, dreht den Körper und wippt mit dem Schwanz.

Sollte es sich dabei nicht um ähnliche Erscheinungen handeln, wie sie Heinroth für die Enten kennen lehrte, d. h. um Verlobungen? Gewöhnlich ist ja das Männchen, das durch sein lebhaftes Wesen die Aufmerksamkeit mehr auf sich lenkt, besser bekannt als das weniger lebhafte und sich mehr versteckt haltende Weibchen. Wo sich die Weibchen während dieser Zeit befinden, ob sie etwa in der Nähe sitzen, wird selten mitgeteilt. Wir wissen aber auf jeden Fall, daß viele Vögel schon gepaart im Frühjahr bei uns ankommen.

Es mögen bei den Lautäußerungen und dem Gesang der Vögel und Kämpfen aber schließlich auch noch andere Gesichtspunkte mitsprechen. Viele Vögel bewohnen paarweise bestimmte Gebiete und verteidigen diesen ihren Nistbezirk gegen jeden fremden Eindringling der gleichen Art. Ich nenne als Beispiel dafür Moorhuhn, Teichhuhn, Bläuhuhn, Wasserröter, Eisvögel, Schwäne, Adler und unsere Säger. Es sind dies meistens Vögel,

die von schwer zu erwerbender Nahrung leben, das zeigen gerade die Raubvögel, bei denen die aasfressenden Geier kolonienweise leben, während die jagenden Lämmergeier und jagenden Adler paarweise bestimmte Bezirke innehaben.

Nun muß das Gebiet eine gewisse Größe haben, wenn es seinen Besitzer ernähren soll. Es mögen also ein Teil der Kämpfe, die zur Fortpflanzungszeit stattfinden, Kämpfe um die Abgrenzung des Nistgebietes sein; denn wir sehen ja den Sieger oft das besiegte Männchen nur eine gewisse kurze Strecke verfolgen, wahrscheinlich nur so weit, bis es aus dem Brutgebiet hinausgeworfen ist. —

Bei diesen Kämpfen um den Nistbezirk mag aber die Stimme, der Gesang, eine Rolle spielen. Der Vogel singt nämlich nur in seinem Nistbezirk, er zeigt dadurch gewissermaßen an, das Gebiet ist schon besetzt. Und damit der andere Vogel um so leichter erkennt, welches Gebiet gemeint ist, singt der Eigentümer meist an sichtbarer Stelle, einem Baumwipfel usw., oder macht sich noch durch besondere Flugbewegungen recht bemerkbar.

Überhaupt sind wir bei den meisten Vögeln, mit Ausnahme eben der Anatiden, noch weit entfernt von einer hinreichenden Kenntnis, um alles zu verstehen. Das werden wir gleich bei einem der folgenden, ebenfalls allgemein zu den Bewerbungerscheinungen gerechneten Kämpfe sehen.

Besonders bekannt sind diese bei den Hühnervögeln. Hier scheinen die Verhältnisse weit mannigfaltiger zu sein als bei den Anatiden. Zunächst finden wir hier auch strenge Monogamie, wenigstens eine halbjährliche, wie bei den Haselhühnern. Nach v. L ö w i s sollen sich die Paare in Livland schon im September zusammenfinden. Wie dies geschieht, wird nicht erzählt. Aber die ganze Rotte bleibt noch zusammen, erst im Frühjahr trennen sich die einzelnen Paare. Nun balzt der Hahn vor seiner Henne, fordert sie also dadurch zur Begattung auf. Kämpfe finden nicht statt.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Rebhühnern. Bei ihnen lösen sich Anfang des Frühlings, im Februar, die Völker in Paare auf, die sich, jedes für sich, einen passenden Standort wählen. Da aber die Hähne in der Überzahl sind, so bleibt eine Anzahl unbeweibt übrig. Diese brechen nun in die Ehen ein, wobei es zwischen dem rechtmäßigen Ehegatten und dem Eindringling zu heftigen Kämpfen kommt. Hier findet also ein wirklicher Kampf um die Weibchen statt. Aber leider hört damit auch unsere Kenntnis auf. Wir wissen nicht, was wird, wenn der Fremde siegt. Ergibt sich ihm dann das Weibchen oder hält es sich trotzdem zum erwählten Männchen? Wir wissen übrigens beim Rebhuhn ebensowenig wie beim Haselhuhn, ob die einmal geschlossene Ehe eine dauernde, für das ganze Leben geschlossene ist, d. h. ob sich nach der herbstlichen Vereinigung zu größeren Gemeinschaften immer wieder dieselben Partner isolieren.

Für die Stockenten nimmt H e i n r o t h an, daß nach der Mauser,



während welcher die Paare natürlich weit auseinanderkommen, sich im Herbst doch wieder immer dieselben Gatten zusammenfinden.

Bei anderen Hühnervögeln als den erwähnten verhält sich die Sache anders. Beim Birkhuhn, Auerhuhn, Truthuhn u. a. leben die Geschlechter das ganze Jahr getrennt, geschlechterweise in kleineren Gesellschaften zusammen, oft auch die Männchen einzeln. Zur Paarungszeit suchen die Hähne bestimmte, an sichtbaren Orten, also freien Plätzen, gelegene Bäume auf, wo sie eigenartige Laute ausstoßen, die Federn sträuben, mit den Flügeln schlagen, hin und her springen, kurz, jene eigenartigen Bewegungen ausführen, die wir Balzen nennen. Sicher dient der Balzgesang zum Anlocken der Weibchen und die Bewegungen mögen sie den Sänger leichter finden lassen. Beim Auerhahn werden in seltenen Fällen einige Weibchen durch den Balzgesang so erregt, daß sie den Sänger zu sich locken. Gewöhnlich müssen aber die Hähne noch am Boden vor den Hennen balzen. Und gerade hierbei, seltener während der Balz auf dem Baum, kommt es dann zu den bekannten hitzigen Kämpfen zwischen den Männern. Nach erfolgter Begattung kümmert sich der Hahn nicht weiter um die Henne, nur bei den Truthühnern scheint ein etwas längeres Zusammensein der Geschlechter Regel zu sein, das wenigstens während der ganzen Dauer der Balzzeit vorhält. Hier liegt also wohl der Anfang zu dem innigen Familienleben, wie wir es bei anderen Vögeln kennen lernten. Denn es sei hier gleich bemerkt, daß bei den polygamen wilden Vögeln eine dauernde Vereinigung, wie bei zahlreichen Säugetieren oder beim Hausgeflügel, wo der Hahn dauernd seinen Harem um sich hat, nicht vorzukommen scheint. Und der bei uns polygame Fasan scheint in seiner Heimat monogam zu sein. Es gehen also bei den Waldhühnern mindestens zwei Akte der Begattung voraus: 1. die Anlockung der Henne, 2. die geschlechtliche Erregung oder Willfährigmachung, die übrigens durchaus nicht immer auf dem friedlichen Wege des Tanzens vor sich geht. Oft werden auch die Hennen durch Bisse und Schläge geneigt gemacht. Als dritter Akt kann zu den zweien noch der Kampf um das Weibchen kommen.

Da ein solcher doch sehr häufig ist, so scheint es fast, als käme den Weibchen gar keine Auslese zu. Und gerade diese Auslese durch die Weibchen sollte doch die hohe Kunst unserer Sangesfürsten und das prächtige Gefieder des Pfauen herausgezüchtet haben.

Wie schon gesagt, werden in den letzten Fällen die Weibchen vom Männchen angelockt; schon hierbei können sie wählen. Diese Wahl wird dabei immer eine unbewußte sein, indem eben einfach das Weibchen von einem Männchen mehr angezogen wird als von einem anderen. Über die Ursache wird es sich wohl kaum klar sein. Weiß doch selbst der Mensch oft nicht, warum das eine Individuum des anderen Geschlechts ihn besonders anzieht. Und alle Beobachter berichten übereinstimmend, daß es besonders

bevorzugte Auerhähne gibt. Noch deutlicher wird aber die Auswahl in Fällen, wo die Aufforderung nicht vom Männchen, sondern vom Weibchen ausgeht. Dies ist z. B. der Fall bei der Kasarkaente. Hier sucht sich das Weibchen ein Männchen aus und hetzt es auf die Artgenossen. Erst wenn das Männchen auf dieses Hetzen reagiert, ist die Ehe geschlossen. Zieht der Erwählte aber dauernd den kürzeren, so schließt sie sich einem Stärkeren an. Und gerade bei den Enten können wir ein Wählen feststellen, kommen doch bei ihnen oft die wunderbarsten Ehen zwischen artfremden Partnern zustande, obwohl genügend Vertreter der eigenen Art vorhanden sind. Und nicht nur im zoologischen Garten, wo ihnen Heinroth eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt hat, sondern auch bei völlig wilden Tieren, wie die zahlreichen Bastarde beweisen. Noch schärfer tritt dies Wählen beim Truthahn hervor. Auf den Lockruf der Hennen kommen hier die Hähne zu Boden und balzen so lange, bis sie von einer Henne durch entsprechende Bewegungen zum Treten aufgefordert werden. Freilich läßt es sich jeder Hahn angelegen sein, daß diese Aufforderung nur an ihn kommen kann, indem er jeden Nebenbuhler in heftigem Kampf von seinem Balzplatz zu vertreiben sucht.

Beim Kuckuck ist das Weibchen in seiner Wahl noch freier. Es lockt durch sein Kichern eine Anzahl Männchen, die in wilder Jagd der Davonstürmenden nacheilen. Und erst wenn das Weibchen nun aus der Schar seiner Verfolger einen erwählt hat, vertreibt der Erwählte seine Nebenbuhler.

So kommen wir allmählich zu einer Umkehr des gegenseitigen Verhältnisses. Bei Turniciden und Phalaropiden nämlich kämpfen die Weibchen um die Männchen. Und hier, sollte man nun meinen, seien die Männchen besonders schön. Dies ist aber durchaus nicht der Fall, vielmehr sind sie einfacher gekleidet als die Weibchen. Das hat aber seine Ursache darin, daß bei diesen Vögeln eine vollkommene Umkehr der Instinkte eingetreten ist. Bei ihnen haben nämlich die Männchen das Brutgeschäft übernommen. Hierbei ist natürlich ein weniger auffallendes Kleid von Vorteil.

Und somit kommen wir zur Beantwortung der Frage, warum nur bei einem Teil der Vögel die Männchen sich zu so prächtigen Wesen entwickelt haben, bei anderen nicht. Und da müssen wir, wie schon bei der Farbe, wieder sagen, daß das eben nur bei den Vögeln der Fall war, die es sich leisten konnten. Vögel aber, bei denen auch die Männchen am Brutgeschäft teilnehmen, wären durch auffällige Farben oder Formen allzusehr gefährdet, außer wenn sie in Höhlen oder überdeckten Nestern brüten.

So können wir im allgemeinen die Sätze aufstellen: Auffällige Vogel Männchen einfacherer Weibchen pflegen nicht oder höchstens versteckt zu brüten. Bei polygamen Vögeln pflegen die Männchen besonders auffallend zu sein, da sie ja recht viel Weibchen anlocken sollen.



Doch dürfen wir diese Sätze keineswegs, wie es wohl geschehen ist, umkehren; das zeigt am besten unsere Wachtel, deren Hahn polygam ist und sich um seine Nachkommenschaft nicht kümmert, der aber kaum vom Weibchen verschieden ist.

## 2. Sorge für die Nachkommen.

**Nestbau und Nester.** Die Paarung ist die Einleitung zur Fortpflanzung und mit ihr beginnt schon die Sorge für die zukünftige Nachkommenschaft, die zunächst in der Anlage des Nestes besteht. Ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen Sorge für die Jungen und Nestbau besteht nur bei den Vögeln, weshalb er im Gegensatz zur Anlage der Wohnungen bei anderen Tieren hier besprochen werden soll.

Der Zusammenhang ist hier sehr deutlich, da die Vögel erst unmittelbar nach der Paarung zur Anlage eines neuen Nestes oder zur Ausbesserung des alten schreiten.

Es ist möglich, daß zwischen dem Nestbau der Vögel und dem, was wir bei gewissen Reptilien kennen lernten, ein unmittelbarer phylogenetischer Zusammenhang besteht; wenigstens besitzen die Nistgewohnheiten der Wallnister mit denen der Krokodile (vgl. S. 350) große Ähnlichkeit. Die meisten Wallnister scharren große Haufen aus Pflanzenteilen und Sand zusammen, wobei je nach der Art bald die Pflanze, bald die Erde überwiegt. In diese Haufen hinein werden die Eier gestellt, mit der Spitze nach oben, um den Druck der darauf lastenden Erde besser auszuhalten. Die faulenden Pflanzenteile erzeugen in dem Bruthaufen eine Temperatur bis zu 35° C., welche die Eier ausbrütet.

Solche Haufen können, wenn sie, wie bei *Megapodius duperreyi* Less. und Garn., jahrelang hintereinander benutzt und ausgebaut werden, eine Höhe von 4—5 m bei 10—12 m Breite erreichen. In Ausnahmefällen, wie bei *Megacephalum maleo* Hartl., werden die Eier in Höhlen im Sande gelegt.

Man kann aber zweifelhaft sein, ob dies die niedrigste Stufe des Nestbaues ist. Denn viele Vögel scharren höchstens eine Mulde in die Erde, die sie notdürftig mit ein paar Hälmchen auspolstern, wie die Wachteln. Viele Seevögel legen sogar ihre Eier ohne Vorbereitungen einfach auf den Boden. Hier liegt aber möglicherweise eine Rückbildung vor, da an den unwirtlichen Orten, wo solche Tiere nisten, auf Felsen, Klippen, Niststoffe kaum zu haben sind. Bei einigen Pinguinen ist diese Rückbildung so weit fortgeschritten, daß sie überhaupt das Ei nicht mehr ablegen. Sie tragen die Eier in einer Längsfalte am Bauch, einem Äquivalent des Brutbeutels der Marsupialier, ständig mit sich. Dies ist z. B. bei den Königspinguinen und Schopfpinguinen der Fall. Andere suchen sich wenigstens so zu helfen,

daß sie Steinchen oder selbst die Knochen ihrer verstorbenen Genossen zu muldenförmigen Nestern zusammenlegen.

Wo der Boden günstig ist, bauen sie auch unterirdische Höhlen. So ist die Insel Laysan ganz unterwühlt von solchen Bruthöhlen. Die Pinguine scheinen sich also vollkommen nach der Örtlichkeit zu richten. Auf felsigem Boden bauen sie überirdisch. Diese geselligen Vögel haben aber eine bestimmte regelmäßige Art der Anlage ihrer Brutplätze. Durch oberirdische Fußstege werden die Brutplätze in Vierecke abgeteilt, in welchen die Höhlen angelegt werden; diese Höhlen stehen wieder durch unterirdische Gänge miteinander in Verbindung.

Sobald jedoch nur einigermaßen die Möglichkeit vorhanden ist, sammeln die Vögel Nistmaterial. Die gleichfalls gern auf Felsen horstenden Raubvögel brechen oft große Äste mit den Füßen von den Bäumen ab, indem sie sich mit Gewalt aus großen Höhen darauf herabfallen lassen, und tragen das mühsam erworbene Material in ihren Fängen zusammen, um es als Unterlage im Nest zu verwenden.

Auf dem Festland gibt es wenig Vögel, die sich unterirdische Höhlen auf ebenem Grunde graben, wie dies z. B. die amerikanischen Prärie-eulen tun, von denen man früher fälschlich annahm, daß sie die Höhlen der Viskachas bewohnten. Dagegen graben sich eine Anzahl Vögel gern Höhlen in senkrechte Lehmwände. Beim Eisvogel und Bienenfresser geschieht das mit dem Schnabel. Letzterer soll oft zwei Nistkammern anlegen.

Von diesen Höhlen führt uns ein Schritt weiter zu den natürlichen Höhlen hohler Bäume, die von einer großen Anzahl Vögel, z. B. Eulen, als gute Wohnplätze gerne aufgesucht werden. Mit diesen natürlichen Höhlen begnügen sich eine Anzahl Vögel nicht, sondern sie sind imstande, vermittels ihres kräftigen Schnabels sich selbst Wohnhöhlen in den Bäumen auszu-zimmern, deren Boden mit einigen Spänen ausgekleidet wird, wie die Spechte und Papageien es tun. Alle etwa dabei auf die Erde fallenden Späne werden sorgfältig fortgetragen, um nicht die Anwesenheit des Nestes zu verraten.

Solche Spechte, die baumlose Orte bewohnen, wie die Erdspechte, bauen sich ihre Wohnhöhlen notgedrungen in Sandwände oder benutzen natürliche Felsenlöcher.

Ganz eigenartig ist der Nestbau des hinterindischen *Micropternus*. Diese Spechte benutzen auf Baumästen angelegte Ameisennester, nachdem sie sie leergefressen haben, zur Anlage ihrer Wohnhöhlen.

Die Spechtmeise vermauert den Eingang zu ihrer Wohnhöhle bis auf ein kleines Flugloch, eine Gewohnheit, die ihr den deutschen Namen Kleiber eingetragen hat.

Bei den Nashornvögeln mauert sich das Weibchen selbst vollständig ein, wenn man *H o r n e s* Bericht über *Dichoceros bicornis* L. verallgemeinern darf.



Nur ein schmaler Spalt bleibt frei, durch den es den Schnabel steckt und vom Männchen gefüttert werden kann.

Die meisten Vögel aber bauen Nester mit Hilfe fremder Stoffe. Wenige, wie die Schwalben, kleben dabei diese Stoffe mit Hilfe ihres Speichels zusammen. Bei den Salanganen werden die bekannten „eßbaren Schwalbenester“ sogar nur aus Speichel gebaut, den die gewaltig vergrößerten Unterzungendrüsen liefern. Das ist natürlich nur dann der Fall, wenn die Nester an Felsen angebaut werden, wo das Ankleben die einzige Möglichkeit der Befestigung ist.

Die Mehrzahl der Vögel aber flicht fremde Stoffe, z. B. Grashalme, zu einem mehr oder weniger kunstvollen Nest zusammen, das zwischen Astgabeln steht oder an Baumzweigen aufgehängt ist. Das Flechten geschieht wohl mit Hilfe von Schnabel und Füßen. Häufig genügt die so geschaffene Unterlage für die Aufnahme der Eier, ebenso oft wird sie aber noch weiter ausgepolstert mit Federn, wie wir es schon bei der Eiderente sahen, oder mit Schlamm, wie es die Drosseln lieben.

Die Formen der Nester sind so mannigfaltig, daß es auch nicht entfernt möglich ist, im Rahmen dieses Werkes eine erschöpfende Darstellung zu geben.

Vom etwas lose und regellos zusammengelegten Nistmaterial an bis zu den kunstvollen Nestern der Webervögel finden sich alle Übergänge.

Im allgemeinen unterscheiden wir offene und bedeckte Nester. Letztere bieten einen besseren Schutz, besonders wenn sie, wie etwa die Nester der Webervögel, von einem Ast herabhängen und einen Zugang von unten haben, der nur fliegend zu erreichen ist. Manche Vögel bauen einzeln, andere in mehr oder weniger großen Kolonien, wie die Dohlen, Kraniche, Webervögel. In solchen Fällen kann es zu gemeinsamen Anlagen kommen, wie bei den Siedelsperlingen, welche einen Schirm bauen, unter dem eine größere Anzahl von Vögeln jeder für sich sein Nest errichtet.

Auch die Mönchsittiche haben eine gemeinsame Anlage ihres sehr interessanten Nestes; als Nistmaterial dienen die Zweige des Talabaumes. Jedes Nest hat zwei Räume, eine Vorhalle und einen Brutraum. Um und an dieses Nest bauen andere Artgenossen ihre Nester, doch so, daß jedes seine eigenen Räume hat, alle Nester zusammen aber in einem Reisighaufen liegen, der bis 200 kg schwer werden kann.

Beinahe noch komplizierter ist das Nest der Hammerköpfe, welches aus Reisig, Gras, Rohr und Lehm kunstvoll und so fest zusammengefügt ist, daß sich ein Mann daraufstellen kann. Der stets versteckte Eingang zu dem kuppelförmig überwölbten Nest führt in ein Vorzimmer, in dem sich der Wachtposten aufhält. Ein mittlerer Raum wird als „Gesellschaftsraum“ beschrieben. Und der dritte und hinterste, welcher etwas höher liegt als die beiden anderen, ist das „Schlafgemach“, wo auf weichem Polster die Eier abgelegt und ausgebrütet werden.

Manche Vögel legen, bevor sie zum Bau ihres Nestes schreiten, eine Anzahl Nester an, die aber nie vollendet werden (Specht, Zeisig, Elster, Zaunkönig). Man hat dabei von Spielnestern gesprochen und, da diese Nester oft unvollkommener sind als die definitiven, gewissermaßen Bauübungen darin sehen wollen. Beim Zaunkönig baut sie übrigens das Männchen allein, und erst das definitive Nest baut es zusammen mit dem Weibchen. Die vom Männchen allein erbauten und auch von ihm bewohnten Nester unterscheiden sich von dem gemeinsamen dadurch, daß sie innen nicht ausgepolstert sind. Die biologische Bedeutung ist nicht ganz klar. Vielleicht gehört auch der auf der Erde errichtete Laubengang der Laubenvögel hierher, der nur zu Bewerbungszwecken gebaut wird. Das Nest dieses Vogels steht auf Bäumen. Allerhand Absonderlichkeiten in ihrem Nestbau scheinen die Tauchhühnchen zu haben. Sie sollen die Jungen in einem anderen Neste aufziehen, als sie die Eier ausgebrütet haben, und wenn dieses zu klein geworden ist, noch ein zweites oder drittes Nest errichten (P i k e nach B r e h m).

Manche Vögel, Wespenbussard, Habicht, Würger, haben die Gewohnheit, ihr Nest mit grünen Zweigen zu schmücken. Der Habicht soll die Zweige sogar erneuern, wenn sie welk geworden sind. Ich glaube, wir dürfen hierin eine Schutzeinrichtung sehen. Ob und wie weit wir auch andere ähnliche Fälle hierher zählen dürfen, bleibt zweifelhaft. Wenn manche Kolibris Flechten an die Außenseite der Nester kleben, mag auch das noch als Schutzeinrichtung angesehen werden. Aber das Ausschmücken mit glänzend gefärbten Federn und anderen glänzenden Dingen, wovon R o m a n e s berichtet, dürfte biologisch schwer erklärbar sein. Die syrische Spechtmeise nimmt dazu schillernde Insektenflügel, ein indischer Fliegenschnäpper Schlangenhäute. Am weitesten aber scheint darin der asiatische Bajaner zu gehen. Er bespickt Innen- und Außenseite seines vielkammerigen Nestes mit Tonklümpchen, auf denen er Leuchtkäfer befestigt.

Auch die bekannte Vorliebe der rabenartigen Vögel für allerlei glänzende Gegenstände sei hier erwähnt und zum Vergleich auf Ähnliches bei den Viskachas hingewiesen.

Das Nistmaterial wird gewöhnlich entweder mit dem Schnabel oder den Füßen zugetragen. Eine eigenartige Ausnahme macht nur Agapornis, der sich das Nistmaterial zwischen die Bürzelfedern steckt.

Bei den Vögeln, bei denen beide Geschlechter am Brutgeschäft teilnehmen, beteiligt sich auch das Männchen am Bauen, sei es, daß es selbst mitbaut, sei es, daß es nur das Material herbeiträgt (Storch). Manchmal wird auch das Nest vorwiegend oder allein vom Männchen hergerichtet, wie bei den Straußen, wo die Mithilfe des Weibchens ganz unbedeutend ist.

B r ü t e n u n d A u f z ü c h t d e r J u n g e n. Ist nun das Nest gebaut und sind die Eier gelegt, so beginnt das Ausbrüten. Auch hier ist die Beteiligung der beiden Geschlechter verschieden. Sehen wir von den Vögeln



ab, deren Männchen sich überhaupt nicht um die Nachkommenschaft kümmern, so haben wir andere, bei denen beide Geschlechter abwechselnd brüten. Die Abwechslung geschieht dann ganz regelmäßig zu bestimmten Stunden; so brütet beim Fettschwalm das Männchen nachts, das Weibchen am Tage. Bei anderen Vögeln brütet das Weibchen zwar allein, aber es wird vom Männchen gefüttert. Der ausgeprägteste Fall ist wohl der des Nashornvogels, dessen Weibchen ja eingemauert ist. Als andere Beispiele seien noch Albatros, Reiher, Uhu, Mauersegler usw. erwähnt. Schließlich kann auch das Männchen das Weibchen, ohne selbst am Brutgeschäft teilzunehmen, während der Brutzeit bewachen. Dies ist der Fall bei den Schwänen. Nur bei *Chenopsis atrata* Lath. brütet auch das Männchen mit. Bei anderen Vögeln brütet dagegen das Männchen allein, wie bei Nandu und Emu.

Eine häufige Abkühlung der Eier, wenn sie bebrütet sind, ist natürlich für sie schädlich. Es ist also möglichst Vorsorge getroffen, eine solche zu vermeiden. Die eine besteht darin, daß die Alten die Eier möglichst wenig verlassen. Deshalb haben alle Vögel, die auf offenen Nestern brüten, ein sehr unscheinbares Kleid, um so dem Blick der Feinde zu entgehen und nicht alle Augenblicke vor ihnen flüchten zu müssen. Beim Strauß, wo das Weibchen am Tage, das Männchen in der Nacht brütet, konnte sich dieses eben deswegen eine auffallendere Farbe leisten. Im Vertrauen auf die unauffällige Färbung bleiben die meisten Vögel denn auch so lange als möglich auf dem Nest sitzen, wenn sich ein Feind naht, und suchen sich, indem sie den Hals niederlegen und sich flach zu Boden drücken, nach Möglichkeit vor dem Gesehenwerden zu schützen. Brütende Kraniche und Schnepfen gehen dabei so weit, sich den Rücken mit Moorboden einzuschmieren.

Vögel, die zeitweise ihr Nest allein lassen, decken es dann wenigstens zu, der Strauß mit Sand, eine Anzahl Enten, wie unsere Stockenten, mit ihren eigenen ausgerupften Federn, Steißfuß, Truthuhn, Fasan mit Nistmaterial. Und dies letztere mag als Anfang zu der eigentlichen Nistweise der Wallnister aufgefaßt werden, wenn man diese nicht als von den Reptilien ererbt ansehen will.

Unleugbar schützt das Bedecken die Eier auch vor dem Gesehenwerden. Wenn wir aber bedenken, daß z. B. die höhlenbrütende Brautente die Gewohnheit, die Eier zu bedecken, beibehalten hat, so scheint doch der Wärmeschutz der hauptsächlichste zu sein.

Bei einer Anzahl Vögel finden sich zur Brutzeit an beiden Seiten des Bauches Brutflecke. Auch pflegt hier die Haut stark gerötet und besonders warm zu sein. Es mögen ja diese Stellen ursprünglich wohl nur mechanisch durch Abnutzung der Federn entstanden sein. Sie haben doch aber sicher den Vorteil, die Eier in direkte Berührung mit dem Körper zu bringen und ihnen mehr Wärme zukommen zu lassen, als es durch das schlecht die

Wärme leitende Federkleid möglich wäre. So finden wir solche Brutflecke besonders bei Vögeln mit sehr dichtem Gefieder, und zwar, wenn beide Geschlechter brüten, auch bei beiden (Haubensteiβfuß, Pinguine, Albatros), wenn ein Geschlecht brütet, nur bei einem, bei Wassertretern und Rallenschneppen natürlich nur im männlichen Geschlecht.

Nachdem die Eier ausgebrütet sind, beginnt die Pflege für die Jungen. Nur wenige Vögel gehen so weit, daß sie ihre hilflosen Jungen, wenn das Nest gefährdet erscheint, forttragen. Doch wird auch dies von einigen, wie Schnepfe, Uhu, Schlangenadler, Schwalm u. a., berichtet. Unsere Nachtschwalbe soll sogar schon die Eier im Schnabel forttragen. Und die Pinguine haben eine beutelartige Falte am Bauch zum Bergen der Eier.

Man unterscheidet bei den jungen Vögeln Nesthocker und Nestflüchter. Die letzteren kommen gleich ziemlich vollkommen auf die Welt; nach wenigen Stunden sind sie schon imstande, ihren Eltern zu folgen und sich unter deren Anleitung die Nahrung selbst zu suchen. Die Nesthocker dagegen entschlüpfen dem Ei noch sehr unfertig, sie können das Nest noch lange nicht verlassen und müssen noch eine Zeitlang von den Eltern gefüttert werden. Dementsprechend haben auch die Nesthocker stets ein vollkommeneres Nest. Und da bei ihnen das Aufziehen der Jungen schwerer ist, müssen beide Eltern die Sorge übernehmen, für die Kinder das Futter herbeizuschaffen. Wird das Weibchen getötet, so pflegt das Männchen allein mit hingebender Treue die Jungen.

Aber auch bei den Nestflüchtern müssen die Jungen bei der Nahrungssuche unterstützt werden. Bekannt ist ja, wie die Henne die Küchlein ruft, wenn sie etwas Eßbares gefunden hat. Die Schwäne, mit Ausnahme des Schwarzhalschwanen, holen ihren Kindern Gras- und Wasserpflanzen vom Grunde des Wassers auf die Oberfläche u. a. m.

So überlassen denn auch bei den Nesthockern nicht alle Männchen dem Weibchen allein die Sorge für die Jungen. Manche beteiligen sich daran; und sogar manche Männchen, die sich während der Brutzeit wenig oder nicht um die Eier gekümmert haben, kehren jetzt zum Weibchen und den Jungen zurück, wie dies z. B. bei der Schnepfe der Fall ist. Bei den Trappen führt das Weibchen anfänglich die Jungen sogar allein, erst später gesellt sich der Hahn zu ihnen und dient von nun an der Familie als treuer Wächter. Das ist nämlich der große Wert, den das Männchen auch bei Nestflüchtern hat. Es übernimmt die Bewachung und Verteidigung der Familie, da das Weibchen, das durch sein Futtersuchen für die Jungen vollkommen in Anspruch genommen ist, die Umgebung nicht genügend im Auge haben kann. Wie notwendig das Männchen für die Familie bei manchen Vögeln ist, hat Heinroth für die Gänse gezeigt. Fehlt nämlich einer Gansfamilie der Ganser auf einem Teiche, der mit vielen Gänsen besetzt ist, so werden die vaterlosen Jungen in kurzer Zeit von den anderen erwachsenen Gänsen



umgebracht oder die Mutter wird mit ihren Kindern dauernd vom Futter und von den Weideplätzen verjagt.

Weniger wehrhafte Vögel suchen ihre Jungen dadurch gegen Nachstellungen zu schützen, daß sie sich selbst flügelahm oder sonst krank stellen und durch diese List den Feind, der meint, er könne sich bald des kranken Vogels bemächtigen, weit vom Nest weglocken. Und selbst bei wiederholter Störung lassen sie nicht leicht von den Jungen. Die Raubvögel werfen ihnen dann wenigstens aus sicherer Höhe Futter auf den Horst.

Auch sonst muß für die Jungen gesorgt werden. Damit sie nicht erfrieren, nimmt sie die Alte nachts unter ihr schützendes Federkleid, „hudert“ sie, auch wenn es sich um Nestflüchter handelt. Auch verstecken sich die Jungen bei Gefahr unter den Eltern und zwischen den ausgebreiteten Flügeln. Beim Spiegelpfau dient der breite Schwanz der Mutter als Versteck der Jungen, aus dem sie erst hervorkommen, wenn die Alte sie hervorruft, um etwas zu fressen, das sie gefunden hat. Gleich danach ziehen sich die Jungen wieder dahin zurück.

Schwimmvögel, wie Tauchhühnchen, Steißfüße, Schwäne (als einzige Anseriformes), nehmen die Dunenjuvenen auf den Rücken, wenn diese frieren oder ermüdet sind.

Bei den eigentümlichen Nistgewohnheiten haben manche junge Vögel besondere Anpassungen erworben. Das Dunenkleid dürfen wir allerdings nicht dazu rechnen. Dieses stellt vielmehr eine primitive Stufe der Bekleidung dar, die sich, wie so oft, bei jungen Tieren erhalten hat. Hierfür spricht auch die im Nestkleid so häufig auftretende ursprüngliche Längszeichnung (s. Fig. 304), die sich bei alten Vögeln nicht mehr findet.

Als eine Anpassung an das Nisten in oft mehrere Meter tiefen Baumhöhlen dürfen wir es dagegen betrachten, daß die Jungen der Braut-, Mandarinen- und Türkenente mit nadelspitzen Krallen ausgestattet sind. Mit ihrer Hilfe können sie an senkrechten, sogar an überhängenden Brettern in die Höhe klettern, eine Fähigkeit, die den Tieren nur während ihrer allerersten Lebensstage zukommt; denn nur dann ist sie ihnen von Nutzen. Die Jungen der Stockente, die ja gewöhnlich nicht in Baumhöhlen erbrütet werden, haben diese Eigentümlichkeit nicht. Sie gehen daher elendiglich zugrunde, wenn sie einmal zufällig in einem tieferen Astloch auskommen.

Bei der Höhe, von der oft die jungen Brautenten herabspringen, muß es recht wunderbar erscheinen, daß niemals Verletzungen vorkommen. Aber ein äußerst zweckmäßiger Bau verhindert solche. Heinroth schreibt darüber: „Eine neugeborene Brautente wiegt etwa 20—24 g (Gewicht des Buchfinken, Feldsperlings und der Nachtigall), ihr Körper ist sehr klein und ihre scheinbare Größe wird durch die dichten, langen und ungemein elastischen Daunen bewirkt. Die Flügel sind nur erst andeutungsweise vorhanden, ein Brustbeinkamm sowie die dazugehörigen, beim erwachsenen

Vogel sonst so entwickelten Brustmuskeln fehlen noch so gut wie vollständig (vgl. Fig. 320 mit Fig. 321 eines ebenso alten Fasans). Es kommen also für eine Bruchverletzung eigentlich nur die Beine in Betracht; da aber die Gelenke derselben noch nach allen Richtungen hin recht nachgiebig sind, so ist auch hier keine Beschädigung zu befürchten.“ Und so findet sich tatsächlich an so einem kleinen „Daunenbällchen“, wie es die Brautente in den ersten Lebenstagen darstellt, nicht viel Verletzliches.

Eine Einrichtung ähnlicher Art zum Erklimmen der hohen Wände der Nisthöhlen zeigen auch die Jungen anderer Höhlenbrüter, wie Spechte, Nashornvogel. Bei ihnen tragen Zehen, Lauf und das untere Ende des Schienbeins an der Hinterseite eine mit Warzen besetzte polsterartige Hautverdickung, eine Art Steigeisen.

Wie weit leuchtende Schnabel- oder Rachenfarben Anpassungen an Nisthöhlen sind, ist schwer zu entscheiden. Da sich solche aber



Fig. 320. Querschnitt durch eine 3 Tage alte Brautente. Brustbeinkamm und Brustmuskeln fehlen fast ganz. (Nach Heinroth.)



Fig. 321. Querschnitt durch einen 3 Tage alten Fasan. Flügel, Brustbein und Brustmuskeln gut entwickelt. (Nach Heinroth.)

überhaupt bei jungen Vögeln finden, die gefüttert werden, sollen sie bei Anpassung an die Nahrung besprochen werden. Sicher sind aber gewisse Leuchtorgane an den Schnäbeln junger Vögel, die in lichtreflektierenden Wärzchen bestehen, Anpassungen, die den Schnabel der Jungen den Alten im Dunkel von Nisthöhlen leichter sichtbar machen.

Es scheint ferner, daß die Jungen vielfach auch weitere Anleitung von den Alten erhalten. Heinroth bemerkt von den Gänsen ausdrücklich, daß sie „sehr viel durch Tradition“ erwerben. Selbst den Lockruf der Alten lernen sie allmählich kennen und beantworten ihn später. Junge Enten, die von Hennen geführt werden, lernen aus Erfahrung allmählich den Lockruf der Henne, wenn sie Futter gefunden hat, kennen, obwohl ein Entenweibchen keinen Lockruf hat. Es ist ja auch bekannt, daß vielen Vögeln die Tonäußerungen ihrer Art nicht angeboren sind, und selbst unsere besten Sänger lernen ihren Gesang nicht oder unvollkommen, wenn sie ihn nicht von Artgenossen hören. Jeder Kanarienzüchter weiß, daß er die Jungen immer mit besonders guten Sängern zusammensperren und sie so



gewissermaßen erziehen lassen muß. Ein braunkehliger Wiesenschmätzer, den Frau M. Hei n r o t h aufzog, kannte noch nicht einmal den Lockruf seiner Art, er lockte „Died“ oder „Fied“ statt „Tchau-tek“.

Aber auch der Erwerb der Nahrung muß erst gelernt werden. Nestflüchter sehen ihn ja bald den Alten ab, Nesthocker erhalten manchmal richtigen Unterricht darin. Über den Baumfalken schreibt z. B. B r e h m: „Sind die Jungen so weit im Fluge geübt, daß sie ihren Eltern auch weiterhin folgen können, so beginnen diese den oben bereits flüchtig geschilderten regelrechten Unterricht. Rufend und schreiend fliegen beide Eltern in die Luft hinaus, rufend und schreiend folgt ihnen die junge Gesellschaft. Anfänglich ziehen jene in verhältnismäßig langsamem und einfachem Fluge dahin; bald aber beginnt der eine von ihnen allerlei Schwenkungen auszuführen, der andere tut dasselbe, und die Jungen folgen, anfangs ersichtlich ungeschickt, im Verlaufe der Zeit aber mit einer von Tag zu Tag sich steigernden Gewandtheit. Eine Beute kommt in Sicht und wird rasch gefangen, entweder von einem Alten allein oder unter Mithilfe des zweiten. Sofort nach dem Fange erhebt sich der glückliche Jäger hoch in die Luft, übersteigt die Schar der Jungen und läßt nun die Beute fallen. Sämtliche Jungen versuchen ihr Geschick, und alle stürzen gemeinschaftlich unter lautem Schreien dem fallenden Vogel nach. Gelingt es einem, ihn zu ergreifen, so trägt er ihn, nicht immer unbelästigt durch die anderen, einem geeigneten Baumaste zu, um ihn hier zu verspeisen; fehlen alle, so stößt der unter den Kindern einherfliegende Gatte des Paares auf den Vogel, fängt ihn und steigt nun selbst über die Jungen empor, um das Spiel von neuem zu beginnen. So währen Lehre und Unterricht acht, vierzehn Tage, vielleicht auch drei Wochen fort, bis die Jungen hinlänglich geübt sind, um sich auf eigene Faust ihr tägliches Brot zu erwerben.“

In ähnlicher Weise verfahren Störche, Schwalben und zahlreiche andere Vögel.

Noch eine andere interessante biologische Bedeutung der Alten für die Jungen hat Hei n r o t h bei den Brautenten festgestellt, die aber auch für alle Enten gelten dürfte. Bekanntlich werden junge Enten, die von einer Henne erbrütet sind, im Wasser leicht naß, solche, die von Enten erbrütet sind, dagegen nicht. Das kommt daher, daß sich die Entenmutter, sobald die Jungen ausgeschlüpft sind, bevor sie das Nest verlassen, das Gefieder aus der Bürzeldrüse besonders häufig und besonders stark einfettet, was sie während des Brütens nie tut. So wird gleich für die genügende Einfettung des Gefieders der Jungen gesorgt.

Erwähnt muß noch werden, daß die meisten Vögel mit großer Sorgfalt für die Reinhaltung des Nestes sorgen, indem entweder die Alten mit dem Schnabel die Exkremente der Jungen entfernen oder diese selbst den After über den Nestrand halten, wenn sie ihre Bedürfnisse befriedigen wollen.

Die Wiedehopfe machen allerdings eine Ausnahme davon. Sie räumen den Kot nicht aus dem Nest, so daß sich in seiner Nähe ein mächtiger Gestank entwickelt. Dieser wird noch vermehrt durch eine in der Brutzeit besonders starke, widerlich nach Buttersäure, Ammoniak und Moschus riechende Absonderung der Bürzeldrüse. Offenbar ist das ein Schutzmittel, denn junge Wiedehopfe werden ebenso wie Spitzmäuse von Katzen verschmäht.

Bevor wir die Nistgewohnheiten und die Pflege für die Jungen verlassen, müssen wir des eigentümlichen Brutparasitismus des Kuckucks gedenken. Bekanntlich brütet der Kuckuck seine Eier nicht selbst aus, sondern legt sie in fremde Nester, und zwar werden solche von Insektenfressern, der er ja selber ist, wie Zaunkönig, Bachstelzen, Grasmücken, Rohrsängern und Würgern, bevorzugt. Bei großer Legenot aber werden auch die Nester anderer Vögel, wie der Tauben, ja sogar des Lappentauchers benutzt. Re y hat im ganzen 162 Arten als Pflegeeltern des Kuckucks nachgewiesen. Daß diese das untergeschobene Ei nicht merken, liegt an der auffallend geringen Größe, welche es hat und welche die jener erheblich kleineren Vögel nicht übertrifft. Die Anpassung in der Farbe an die der Eier des Wirtes ist doch immerhin nur eine relativ oberflächliche im allgemeinen Charakter und nur in  $3\frac{1}{2}\%$  der Fälle konnte Re y eine ganz genaue Anpassung feststellen. Diese ist auch gar nicht nötig, es genügt, wenn das Ei nicht so auffällig von den anderen absticht, um die Blicke von Nesträubern auf sich zu ziehen.

Die Eier des Kuckucks sind, wie schon aus dem oben Gesagten hervorgeht, sehr variabel, aber doch so, daß die Eier ein und desselben Weibchens unter sich so ähnlich sind, wie eben ein Ei dem anderen zu sein pflegt. So kommt es, daß jedes Kuckuckweibchen das Nest der Vogelart bevorzugt, von der es selbst ausgebrütet ist, wenn es sich auch nicht streng daran hält. Es bevorzugt eben instinktiv Eier, die seinen eigenen gleichen. Die Eier bringt der Kuckuck immer möglichst heimlich, ungesehen von den Eltern, in das Nest, indem er sie entweder bei größeren, offenen Nestern hineinlegt oder wo dies, wie bei geschlossenen Nestern und solchen in zu engen Baumspalten, nicht möglich ist, mit dem Schnabel hineintransportiert, nachdem er sie auf der Erde abgelegt hatte. In jedes Nest legt er nur ein Ei.

Diese Heimlichkeit ist die Ursache davon, daß die Kuckuckseier meist in noch unbebrütete Gelege kommen, da bei anderen die brütenden Vögel ständig darauf sitzen. Da sich nun die Kuckuckseier schneller entwickeln als die des Wirtes, so haben die jungen Kuckucke schon eine gewisse Größe erreicht, wenn die Pflegegeschwister auskommen. Diese wirft der junge Kuckuck, wie es scheint, absichtlich aus dem Nest, und zwar geschieht dies ganz instinktiv, schon wenn er noch vollkommen blind ist. Der junge Kuckuck scheint dabei, nach verschiedenen übereinstimmenden Nachrichten, das hintere Körperende unter die hinauszuerfenden jungen Vögel zu schieben und diese auf den Rücken zu nehmen. So beladen nähert er sich mit dem



Hinterteil dem Nestrand und richtet sich dann vorn auf, so daß seine Last herabgleitet und aus dem Nest fällt. Immerhin ist noch viel Rätselhaftes bei diesem Vorgang; so ist z. B. unklar, was mit den Nestgeschwistern aus Erdnestern geschieht. Ganz zurückzuweisen ist aber die Annahme, daß etwa der alte Kuckuck dem jungen helfe, wie dies nach *Baldamus* noch in der neuesten Auflage des *Brehm* steht. Ein Kuckucksweibchen legt etwa zwanzig Eier in verschiedene Nester. Wie sollte es nun wissen, wann jedes einzelne auskommt? Auch widerspräche dies dem ganzen Instinkt der Kuckucke, von denen das Weibchen ja überhaupt keinen festen Wohnsitz hat. Daß dagegen ein beim Legen überraschter Kuckuck sein Ei mit dem Schnabel fortträgt, liegt nicht außerhalb der Möglichkeit. Trägt der Kuckuck doch auch sonst sein Ei im Schnabel, um es an einen bestimmten Platz zu bringen. Auch alle Berichte von brütenden europäischen Kuckucken scheinen in das Reich der Fabel zu verweisen zu sein.

Nicht bei allen Kuckucken, die Brutparasitismus treiben, sind die Gewohnheiten gleich. So legt z. B. der Straußkuckuck (*Coccyzus glandarius*), und zwar ausschließlich in Rabenvögelnester, mehrere Eier und die Jungen sollen ihre Nestgeschwister nicht herauswerfen. Andere Kuckucke schmarotzen ausschließlich bei einer einzigen Vogelart, wie *Scythrops novae-hollandiae* Lath. nur beim Flötenvogel.

Schließlich gibt es auch fremde Kuckucksarten, die selbst brüten. Bei den Sporenkuckucken z. B. brüten beide Eltern.

Sehr eigentümlich ist die Entstehung des Brutparasitismus, und man hat schon lange nach einer Erklärung dafür gesucht, ohne eine solche finden zu können. Man hat zum Brutparasitismus des Kuckucks Übergänge finden wollen.

Bei den Straußen sind, ebenso wie bei den Kuckucken, die Weibchen in der Überzahl. Nun lebt der Strauß im allgemeinen in Einehe. Doch werden auch die ledigen Hennen von jedem beliebigen Hahn befruchtet. Da diese nun kein Nest haben — dieses macht ja sonst der ihnen fehlende angepaarte Hahn (vgl. S. 478) —, legen sie in schon vorhandene Nester verheirateter Hennen und versuchen auch gleichzeitig mit den rechtmäßigen Eigentümerinnen zu brüten. Dies geschieht aber nicht zum Vorteil der Eier, da sich dann die Hennen gegenseitig zu verdrängen suchen, wobei viele Eier zertreten werden.

Auch manche Kuckucke nisten gemeinsam in einem Nest, wie schon *Azara* vom Ani erzählt. *Hill* berichtet, daß etwa ein halbes Dutzend ein gemeinsames Nest errichten, die Bebrütung mit größter Hingebung betreiben und die Eier niemals verlassen, ohne sie mit Blättern zu bedecken. Die Brutzeit soll in Kuba von April bis Oktober dauern. Allerdings liegen auch andere Berichte vor, so daß es scheint, als ob die Tiere nicht überall gemeinsam brüten.

Einen Schritt weiter scheinen mir manche Schwimmvögel zu gehen. Viele von ihnen nisten gern in großen Gesellschaften und stehen sich, wie z. B. die Pinguine, gerne die Eier gegenseitig. Bei den Tauchenten, die dies auch lieben, soll es dann sogar vorkommen, daß mehrere Weibchen in ein Nest legen, sogar solche verschiedener Art, und dann gemeinschaftlich die Eier ausbrüten und sich in Erziehung und Pflege der Jungen teilen. Dies ist vielleicht ein Schritt nach der Richtung der Kuckucke hin, wo ja die Schwierigkeit darin besteht, daß artfremde Vögel zur Zeitigung der Eier ausgewählt werden. Und es scheint bei einer Schwimmente (*Metopiana peposaca* V.) allerdings eine Kuckuckswirtschaft zu bestehen, da es Holland niemals gelang, von ihr ein Nest zu entdecken, vielmehr fand er ihre Eier bei zwei Arten Wasserhühnern, einer Möwe und einmal beim Tschaja.

Trotzdem bleibt die vollständige Aufgabe des Brütens doch merkwürdig genug. Vielleicht ging eine Gewohnheit vorher, wie sie *Coccyzus americanus* L. hat, dessen Weibchen die Eier sofort bebrütet, nachdem es sie abgelegt hat. Demzufolge schlüpfen die Jungen nicht gleichzeitig aus. Da aber der Vogel nur drei Eier legt, dehnt sich doch die Fütterungsdauer nicht allzulange aus. Ein Vogel, der aber, wie unsere Kuckucke, eine größere Zahl Eier legt, würde natürlich bei ähnlicher Gewohnheit kaum aus dem Füttern herauskommen; sehen wir doch schon beim Ani, daß sich die Brutzeit über sieben Monate erstreckt.

## B. Verschiedener Art.

### 1. Anpassung an die Nahrung.

Mit den letzten Worten sind wir schon bei der Nahrung angelangt. Ihr und den durch sie hervorgerufenen Anpassungen wollen wir uns nun zuwenden.

Zum Ergreifen dienen Schnabel oder Füße oder beides. Die Füße, die schon an und für sich eine Greifzange bilden, bedurften keiner großen Veränderung. Nur die Raubvögel erwarben besonders lange, scharfe Krallen, die wie Dolche dem Opfer in den Leib gebohrt werden (s. Fig. 322).

Die Flußadler haben zum besseren Festhalten ihrer schlüpfrigen Beute an den Sohlen der Zehen scharfe, körnige Horngebilde erhalten (s. Fig. 323). Außerdem ist die äußerste Zehe eine Wendezehe.

Beim Schlangennadler ist der Fuß in Anpassung an die Nahrung sehr hoch mit einem wahren Panzer von Schildern umgeben, sehr kurzzebig und mit scharfen, gekrümmten, spitzen Nägeln bewehrt. Er dient zum Erfassen der Beute und ist gleichzeitig gegen ihre gefährlichen Bisse geschützt.



Ähnlich, aber noch bedeutend länger ist das Bein des Sekretärs (s. Fig. 324) gebaut. Es ist interessant, wie dieselbe Lebensweise bei diesem afrikanischen Raubvogel und den südamerikanischen Schlangenstörchen (s. Fig. 325), die etwa zwischen Kranichen und Rallen stehen, eine fast gleiche Körperform hervorgebracht hat. Beide leben in weiten Grassteppen, beide nähren sich von Insekten, Schlangen und Eidechsen. In Anpassung an diese Nahrung hat der Raubvogel die wohl den Schlangenstörchen sowieso zukommenden außerordentlich langen Beine erworben. Sie sind aber beim Sekretär richtige stark bewaffnete Raubvogelbeine mit nach hinten gewandtem Hallux. Der Vogel bedient sich ihrer, indem er mit schlagartig festem Griff seine Beute gleichzeitig zu packen und zu töten sucht.



Fig. 322. Fuß des Steinadlers.  
(Nach Schöff.)

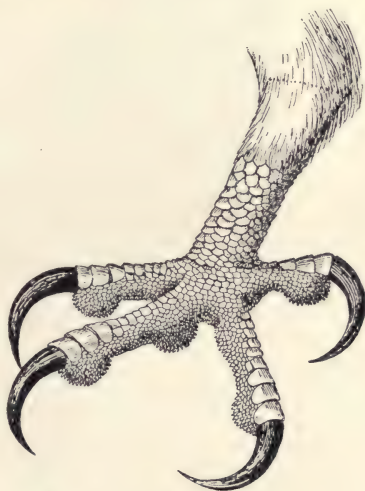


Fig. 323. Fuß des Fischadlers.  
(Nach Schöff.)

Die Schlangenstörche haben, wie die Kraniche, einen verkümmerten Hallux, können also mit dem Fuß höchstens Schläge austeilen, ihre Beute aber nicht ergreifen. Wahrscheinlich töten oder betäuben sie die Schlange durch Fußschläge.

Ferner haben sie einen kurzen gekrümmten Raubvogelschnabel erworben, wie er dem Sekretär schon nach seiner Abstammung ursprünglich eigen war.

Dann haben beide einen Schopf am Kopfe. Beim Sekretär hängt er vom Hinterhaupt herab, kann allerdings aufgerichtet werden und wird dies auch beim Beschleichen der Beutetiere. Bei den Schlangenstörchen steht er immer, und zwar am Schnabelgrunde. Wahrscheinlich haben diese nickennden, beim Sekretär beweglichen Federn den Zweck, die Aufmerksamkeit des Beutetieres zu erregen und sie von dem Vogel, besonders von dessen Füßen, abzulenken.

Schließlich haben beide noch verlängerte Halsfedern, die wohl ebenfalls als Schutz gegen Bisse ihrer Beute aufzufassen sind. Und ein kleiner Kopf sitzt auf einem relativ langen und beweglichen Hals, wodurch die Ähnlichkeit noch erhöht wird.

Einen solchen Schutz durch Federn haben in Anpassung an die Nahrung auch noch andere Vögel erworben. Während sonst bei den Bussarden



Fig. 324. Sekretär. *Serpentarius serpentarius* Miller. (Nach Brehm.)

(s. Fig. 326) die Zügelgegend spärlich mit Borsten bedeckt ist, trägt sie bei dem Wespenbussard (s. Fig. 327) (*Pernis apivorus*), dessen Lieblingsnahrung sein deutscher und lateinischer Name ausdrückt, steife, ungewöhnlich harte, schuppenartige Federchen, die als „Bienenmaske“ dienen. Der Honiganzeiger (*Indicator indicator*), ein afrikanischer Bartvogel, ist durch ein sehr hartes Gefieder in Verbindung mit einer besonders dicken Haut gegen die Stiche der Bienen und Wespen geschützt.



Der Vogel hat seinen Namen daher, daß er den Menschen durch eigen tümliches Gebaren zu verstehen gibt, wenn er ein Bienennest gefunden hat, und sie dann an die betreffende Stelle führt. Er erhält denn auch immer seinen Anteil an der Beute. Dieser eigentümliche Instinkt war ursprünglich wohl auf den Honigdachs gemünzt und scheint erst nachträglich auf den Menschen übertragen worden zu sein.

Der Schnabel dient ja bei den Vögeln als Hand und so ist er natürlich auch in den Dienst des Ergreifens der Nahrung gestellt. Aber gerade die Verwendung als Hand, die ihn ja auch zu anderen Verrichtungen geschickt machen muß, läßt die Anpassung an die Nahrung nicht immer so deutlich hervortreten. Und manche uns unverständliche Schnabelform würde sich



Fig. 325. *Cariama cristata* L.

vielleicht eben durch diese andere Verwendung des Schnabels erklären lassen, wenn wir die Lebensweise der Vögel genügend kennen würden.

Zu diesen mit unserem heutigen Wissen unerklärbaren Formen gehören die gewaltigen Schnäbel der Tukane und Pfefferfresser. Denn ihre Nahrung, Früchte und gelegentlich einige kleine Wirbeltiere, kann die Form doch nicht erklären. Daß die sägeartig gezackten Ränder beim Zerschneiden lederschalliger Früchte, wie es Bananen sind, von Vorteil sind, leuchtet ohne weiteres ein. Das erklärt aber die Gesamtform des Schnabels nicht, der zum Hacken zu schwach und auch seiner Form nach dafür nicht geeignet ist. Auch spricht die regellose Anordnung der inneren Elemente gegen eine starke Inanspruchnahme (s. Fig. 328).

Wo nämlich eine solche statthat, ordnet sich die Spongiosa, wie in den

Knochen der Säugetiere, nach Druck- und Zugkurven. Dies ist der Fall beim Schildschnabel (*Rhinoplax vigil* Forst.). Bei ihm hat sich das Schnabel-epithel zu einer dicken, elfenbeinharten Substanz umgebildet (s. Fig. 329 und 335). Und mit dieser 28 mm starken Platte zerschlägt der Vogel harte Nüsse, indem er seinen Kopf als Hammer gebraucht, was zuerst von Marshall vermutet, später von Forbes am lebenden Vogel beobachtet wurde. Übrigens hat der junge Vogel diese eigenartige Bildung

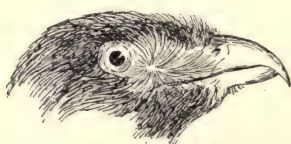


Fig. 326.



Fig. 327.

Fig. 326 und 327. Kopf von *Buteo vulgaris* (Fig. 326) und *Pernis apivorus* (Fig. 327), letzterer mit Bienenmaske. (Orig.)

noch nicht. Sie verleiht dem Schnabel das enorme Gewicht von 263 g, während der von *Cranorrhinus cassidix* Temm. nur 61 g wiegt.

Der Keulenhornvogel (*Bycanistes cylindricus* Temm.) hat wieder, wie die Tukane, eine regellose Spongiosa im Schnabel. Das Horn stellt nur eine lederartige, mit Luft gefüllte Blase dar (s. Fig. 336). Die gezackten Schnabelränder zeigen ihn als Verzehrter lederartiger Früchte. Aber die

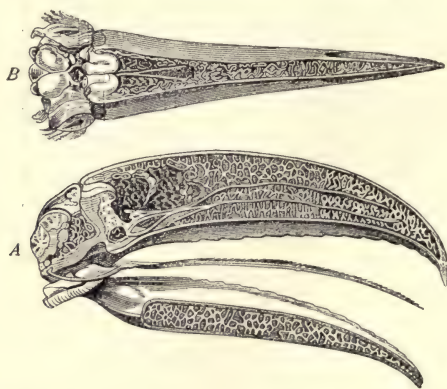


Fig. 328. Schädel des Tukans. (Nach Marshall.)  
A im Längsschnitt; B nach Entfernung des Schnabeldaches.

eigenartige Schnabelform wird durch die Nahrung ebensowenig verständlich, wie eine ähnliche bei dem westafrikanischen *Ceratogymna*, der aber glatte Schnabelränder hat.

Dasselbe gilt für den Hornraben mit seinem Aufsatz auf dem Schnabel (s. Fig. 337). Zwar die Länge des Schnabels mag diesen Vögeln bei ihren Kämpfen mit ihren Beutetieren, den Schlangen, gegen deren Bisse sie sich zudem durch die als Schild vorgehaltenen Flügel schützen, und mit den



sehr bissigen Erdeichhörnchen von Vorteil sein. Warum aber die Schnabelscheide in der Mitte klappt, kann bei diesem Vogel, der ein Allesfresser zu sein scheint, nach unseren bisherigen Kenntnissen nicht aus der Nahrung erschlossen werden.

Eher ist dies der Fall bei dem Klaffschnabel (*Anastomus lamelligerus* Temm.), bei dem sich die feingezähnelten Schnabelschneiden nur an Wurzel und Spitze vereinigen (s. Fig. 339). Das Tier lebt von Schnecken und Muscheln, deren Schalen es öffnet. Es mag dabei der Schnabel wie ein Nußknacker gebraucht werden, bei dem ja auch Sorge getroffen ist, daß die beiden Schenkel immer getrennt bleiben, um ein Zerquetschen der Nüsse zu verhüten. Und die feine Zähnelung der Schnabelränder hat denselben Zweck wie die Riefelung beim Nußknacker, nämlich ein Ausrutschen zu

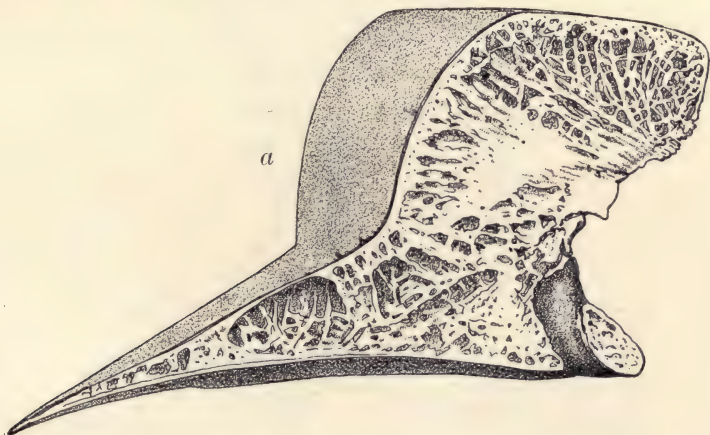


Fig. 329. Längsschnitt durch den Schädel von *Rhinoplax vigil*. (Nach Marshall.)  
a Elfenbeinharte Knochenplatte.

verhindern. Tatsächlich erscheint ja auch der außerordentlich kräftige Schnabel wohl geeignet, um zum Aufknacken der Schalen der Schnecken zu dienen. (Vgl. eine ähnliche Form der Kiefer bei *Varanus niloticus*, S. 362.)

Sonst haben die Storchvögel meistens wie unser Storch relativ schlanke, pyramidenförmige Schnäbel. Solche Schnäbel haben alle Vögel, die durch Vorschnellen des Kopfes ihre Beute plötzlich und häufig im Wasser ergreifen. Als Prototyp dafür nenne ich die Reiher und die Schlangenhalsvögel (s. Fig. 330 und 331). Sie haben auch eine besondere Einrichtung am Hals, um das Vorstoßen des Kopfes besonders schnell ausführen zu können, die bei den letzteren besonders gut ausgebildet ist. Am 7. Halswirbel (s. Fig. 330) sind die vorderen Fortsätze verlängert und ragen frei über die vorderen Fortsätze des 8. Wirbels nach rückwärts, mit dem sie ein Gleitgelenk verbindet. Außerdem ist der 7. Wirbel stark verlängert. Da sich an die Fortsätze die Beuge-

muskeln des Halses ansetzen, die *Musculi longissimi antici*, ist es klar, daß diese Einrichtung ein blitzschnelles Vorstrecken des Kopfes ermöglicht. Damit aber nun bei diesem Vorwerfen des Kopfes die Nackenmuskeln nicht aus ihrer Lage zum Wirbel geschleudert werden können, liegen sie unter einem Knochenring, den der 8. Halswirbel vorn dorsal trägt. Und der Kopf, der nicht dicker ist als die allmählich nach oben zu verbreiterte Schnabelwurzel, dürfte im Wasser keinen Widerstand finden.

Auch viele Stoßtaucher, wie die Tölpel, Tropikvögel, Eisevögel, haben

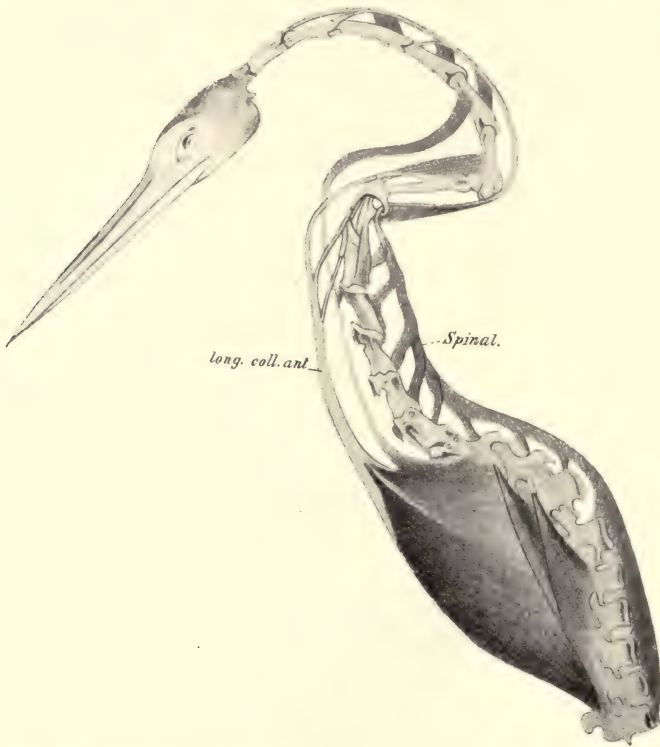


Fig. 330. Mechanismus zum Vorschnellen des Kopfes von *Plotus aninga*.  
(Nach Gadow.)

derartige Schnäbel. Häufig verschlingen diese Vögel ihre Beute nicht sofort, sondern tragen sie eine Zeitlang; dann bekommen sie an der Schnabelspitze einen Haken, wie es von den Storchvögeln Fregattvögel (s. Fig. 340) und Kormorane, ferner Sturmvögel, Möwen u. a. haben.

Auch die Raubvögel haben einen oben kurz hakenförmig gebogenen Schnabel (s. Fig. 326 u. 327), da sie ja nicht in das Wasser tauchen und auch den Schnabel häufig nicht zum Tragen, sondern zum Zerreißen der Beute benutzen. Als Konvergenz bei derselben Weise der Ernährung haben auch die Eulen einen ähnlichen Schnabel erhalten.



Der hakenförmige Schnabel der Papageien dagegen hat sich im Anschluß an die Verwendung beim Klettern entwickelt (vgl. S. 497).

Kehren wir nun zu den Storchvögeln zurück, so stellt der Marabu eine zweite Ausnahme dar. Er ist Aasfresser, der selbst starke Knochen frißt, und so ist sein Schnabel zu einem kräftigen Brechwerkzeug verstärkt. Gleichzeitig hat er einen nackten Kopf (s. Fig. 341). Da dies auch andere Aasfresser,



Fig. 331. Schlangenhalsvogel. *Plotus rufus* Daud. (Nach Brehm.)

wie die Geier, haben, so liegt hierin offenbar eine Anpassung an die Nahrung. Es würde leicht das schwer zu reinigende Kopfgefieder beschmutzt werden und durch den Schmutz Hautkrankheiten entstehen können, was durch den kahlen Kopf vermieden wird. Ferner ist bei aasfressenden Raubvögeln, um das Beschmutzen des Kopfes tunlichst zu vermeiden und es dem Tier doch zu ermöglichen, möglichst tief zu greifen, der Schnabel erst verhältnismäßig spät umgebogen (*Neophron*). Er stellt gewissermaßen einen an einer Stange be-

festigten Haken dar (s. Fig. 342). Auch diese Vögel haben, wenn sie Knochen verschlingen, besonders kräftige Schnäbel, während der schwache, aber lange Schnabel des Schmutzgeiers zeigt, daß er mehr die weiche Teile des Aases verzehrt.

Wieder eine andere Schnabelform unter den Störchen finden wir beim Ibis mit dem halbkreisförmig nach abwärts gebogenen Schnabel. Da er teilweise von Insektenlarven lebt, mag er bei der Suche danach ebenso vorgehen wie andere Vögel mit ähnlich gebogenem Schnabel, wie es z. B. der Kiwi, der Brachvogel, der Wiedehopf sind, welche letzterer mit Vorliebe menschlichen Kot nach Würmern durchsucht. Auch die Schnepfe verwendet ihren langen, allerdings geraden Schnabel (s. Fig. 356) in derselben Weise. Sie sticht in feuchter, lockerer Erde ein Loch dicht neben dem anderen in den Boden, so weit es ihr weicher, biegsamer Schnabel erlaubt. Vermöge einer großen Anzahl mikroskopisch kleiner Nervenend- und Tastkörperchen, die an der Spitze des Schnabels in Vertiefung liegen, ihm ein wabenartiges Aussehen gebend (s. Fig. 332 u. 333), nimmt sie jeden Wurm im Boden wahr. Es soll sich dabei, nach Leydig, der den feineren Bau des Schnepfenschnabels genau untersuchte, nicht allein um bloßes Tasten, sondern auch gewissermaßen um ein „Schmecken“ der Beute handeln. Da aber die Schnepfe auch das Laub auf der Suche nach Larven, Käfern, Würmern umwendet, mußte ihr Schnabel gerade bleiben, er konnte nicht jene Biegung bekommen, die wir eben bei Vögeln mit ähnlicher Lebensweise kennen lernten. Der Kiwi mit ähnlicher Schnabelform und Nahrung scheint durch den Geruch die Beute wahrzunehmen. Die Nasenlöcher sitzen bei ihm, abweichend von allen anderen Vögeln, auf der Schnabelspitze, und die Beobachter haben stets von dem schnüffelnden Geräusch berichtet, das sie beim nahrungsuchenden Kiwi gehört haben.

Eine andere Biegung hat der Schnabel bei einigen Regenpfeifervögeln. Beim Säbelschnäbler (*Recurvirostra*) biegt er sich vor der Spitze aufwärts (s. Fig. 343). Diese Tiere bohren auch nie. Dagegen durchkämmen sie gewissermaßen mit seitlicher Bewegung des Kopfes das Wasser. Wäre der Schnabel gerade, so würde bei ihren langen Beinen nur die Schnabelspitze ins Wasser tauchen, infolge der Biegung aber liegt ein großer Teil des Schnabels der Wasseroberfläche parallel, wodurch der Schnabel bei der eigenartigen Bewegungsweise zum Fang von Wassertieren viel geeigneter wird.

Eine ganz besondere Eigentümlichkeit bietet aber der schiefschnäbelige Regenpfeifer, dessen Schnabelspitze winklig nach rechts umgebogen ist. Wahrscheinlich wird dadurch der Fang von Insekten erleichtert, die unter Steinen leben (s. Fig. 344).

Noch sind aber einige recht sonderbare Schnabelformen der Storchvögel unerwähnt geblieben. Hiervon nenne ich zuerst den Löffler, dessen vorn



löffelartig verbreiterter Schnabel sicherlich nicht zu schnellem Vorstoß geeignet ist (s. Fig. 345). Wahrscheinlich durchfischt er mit dem Schnabel die Gewässer und ergreift dabei aufgescheuchte Beutetiere wie mit stark verbreiterten Zangen. Eine ganz ähnliche Schnabelform hat ein Regenpfeifervogel, *Eurhynorhynchus pigmaeus* L. (s. Fig. 346).



Fig. 332. Vorderes Schnabelende der Waldschnepfe, skelettiert.  
(Nach Leydig aus Marshall.)

Auch der Schnabel des Schuh Schnabels (*Balaeniceps rex* Gould), des Riesen unter den Sumpfvögeln, scheint nicht zum Vorstoßen gebaut zu sein, wenn das Tier auch mal, wie Brehm berichtet, einen Fisch durch reiherartiges Vorschnellen des Kopfes erbeutet. Er besitzt, wie sein Name sagt, einen „einem plumpen Holzschuh nicht unähnlichen, auf dem First seicht eingebogenen, gekielten, stark hakigen Schnabel, dessen breite Unterkieferhälfte bis zu ihrer Verbindungsstelle durch eine lederartige Haut verbunden werden“. Es ist wohl anzunehmen, daß er, wie der Pelikan, das Wasser durchfischt. Hierfür spricht die Schnabelform mit der Haut zwischen den Unterkieferhälften und die Gewohnheit gemeinsamer Jagden, bei denen die Fische an seichte Uferstellen getrieben werden. Ähnliches dürfen wir wohl auch vom Kahn schnabel (*Carchroma cochlearia* L.) (s. Fig. 347 und 347 a) annehmen, der Wassertiere, aber keine Fische fressen soll. Der Oberschnabel ist nach Brehm als umgekehrt löffelförmig, mit stumpfkantig abgesetztem First und hakig herabgebogenem Ende zu bezeichnen. Neben der Mitte ist er grubenartig vertieft, seitlich gewölbt und nach vorn allmählich abgerundet. Er hat also, abgesehen von dem im letzten Satz Gesagten, große Ähnlichkeit mit dem Pelikanschnabel, die noch dadurch erhöht wird, daß der Unterschnabel, wie auch beim vorigen (Fig. 347), bis zur Spitze mit nackter Haut ausgefüllt ist.



Fig. 333. Längsschnitt durch die Schnabelspitze der Waldschnepfe.  
(Nach Leydig aus Marshall.)  
a Knochen; b Schnabelepidermis;  
c Nervenendkörperchen in der Lederhaut.

Diese Haut ist beim Pelikan (Fig. 348) zu einem gewaltigen elastischen Sack ausgedehnt, als dessen Deckel der breite, an der Spitze hakig umgebogene Oberschnabel dient. Gespannt wird dieser Sack durch das Zungenbein,

das ja für diese Verwendung frei wurde, weil die Zunge verkümmerte. Mit diesem Hamenschnabel durchfischen die Pelikane die Gewässer, sich die Fische oft gegenseitig zutreibend (vgl. S. 518), bis der Hautsack des Unterschnabels gefüllt ist. Dann schließen sie ihn, senken ihn und drücken den Kehlsack gegen den Hals, so daß das Wasser ausfließt, und schlucken nun den Rest hinunter. Daß sie daneben einmal bei guter Gelegenheit eine Beute, etwa einen Vogel, durch blitzschnelles Zugreifen fassen, ist eine Sache für sich. Aber der Hauptnahrungserwerb geschieht sicher nicht in dieser Weise.

Ähnlich wie der Löffler mag der Flamingo seine Nahrung suchen. Durch zahlreiche dichte und niedrige Hornlamellen wird bei ihm der Schnabel zum Siebschnabel. Mit ihm durchfischt er „gründelnd“ das Wasser, indem er ihn unter Wasser öffnet. Die kolossale, weiche, den ganzen Unterschnabel ausfüllende Zunge preßt dann das Wasser aus, wobei Papillen, die in einer Reihe auf jeder Seite der Zunge sitzen, das von den Lamellen des Schnabels gebildete Sieb noch verbessern, welches alle festen Bestandteile zurückhält. Nun steht der Flamingo auf sehr langen Beinen. Biegt er sich also zum Wasser, so würde ein gewöhnlicher Storchschnabel senkrecht im Wasser stehen. Das wäre natürlich bei seichten Stellen, wo sich der Flamingo aufhält, sehr ungünstig. Daß aber der Kopf bei der starken Halsbiegung abwärts auch noch gleichzeitig vorwärtsgestreckt werden könnte, wodurch der Schnabel parallel zur Wasseroberfläche käme, ist wohl unmöglich. Da ist denn der Oberschnabel ganz flach geworden und im stumpfen Winkel herabgebogen. So biegt denn der Flamingo beim „Gründeln“ den Kopf so tief, daß er in einer Ebene mit dem Fuße steht. Dabei schaut nun der Oberschnabel nach unten, der Unterschnabel nach oben, so daß eine funktionelle Umkehrung der beiden Schnabelhälften entsteht. Sie erklärt die merkwürdige Schnabelform des Flamingo mit dem kleinen, ebenen Oberschnabel und dem größeren, gekielten Unterschnabel (s. Fig. 349 u. 349 a).

Einen noch vollkommeneren Seihschnabel haben die Anseriformes (s. Fig. 334). Der Oberschnabel ist gewöhnlich breit, flach und vorn in einen breiten Nagel übergehend. Zu beiden Seiten der Unterseite ist er mit blätterartigen Hornzähnen besetzt, zwischen welche ebensolche Zähne des Unterschnabels eingreifen. Die große, fleischige, nervenreiche Zunge ist an den Rändern verhornt und dieser Hornrand gefranst und gezähnt (Fig. 379), so den Seihapparat, der vom Schnabel gebildet wird, noch verbessernd. Sehr nervenreich ist auch die weiche Haut, die den Schnabel, mit Ausnahme der harten Ränder, bekleidet. So wird der Schnabel gleichzeitig zu einem vortrefflichen Tastorgan, dem auch nicht der kleinste eßbare Bissen entgeht.

Bekanntlich durchschnattert die Mehrzahl der Entenvögel den Schlamm und sieht das in den Schnabel Aufgenommene durch, wobei die Nahrungsbrocken von dem Seihernetz des Schnabels zurückgehalten werden. Wird aber



diese Lebensweise aufgegeben, wie bei der ausschließlich auf dem Land lebenden Hühnergans, so ändert sich sofort die Schnabelform. Er wird bei ihr kurz, kegelförmig, hühnerähnlich. Noch ausgeprägter ist das der Fall bei den Wehrvögeln (s. Fig. 385). Bei dieser scharfen Reaktion müssen wir annehmen, daß der eigentümlich verbreiterte Schnabel der Löffelente ebenfalls seine Bedeutung hat, wenn wir sie auch zunächst nicht kennen, denn scheinbar nimmt sie dieselbe Nahrung wie die anderen Enten.

Bei den Sägern, die ja von Fischen leben, muß der Schnabel zum Festhalten dieser schlüpfrigen Beute geeignet sein; so bekommt er jene Reihe scharfer, rückwärts gerichteter Zähne, die ihn einer Säge nicht unähnlich machen (s. Fig. 350).

Schon beim Flamingo hatten wir Vögel kennen gelernt, deren Unterschnabel den Oberschnabel an Größe übertrifft. Das ist vielleicht in noch

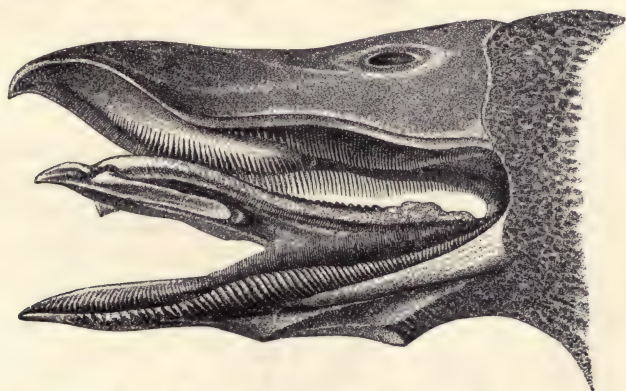


Fig. 334. Schnabel der Löffelente. (Nach Brehm.)

stärkerem Maße der Fall beim Scherenschnabel (Rhynchops), dessen Unterschnabel erheblich länger ist als der Oberschnabel (s. Fig. 351). Auch dies hängt mit dem Nahrungserwerb zusammen. Das Tier ist ein vorwiegend nächtlicher Vogel. Er fliegt dicht über der Wasseroberfläche, wobei der Unterschnabel ständig ins Wasser taucht. Wahrscheinlich dient er ihm als Tastorgan, mit dem er alles Genießbare fühlt, das dann sofort durch Senken des Oberschnabels aufgenommen wird.

Es war schon kurz vom Schnabel der Papageien die Rede. Die starke Krümmung, die stärker ist als bei den Raubvögeln, in Verbindung mit der kräftigen Schnabelwurzel zeigen schon eine andere Verwendung als bei jenen an. Und in der Tat dient er dem Vogel einmal dazu sich anzuhängen, dann aber auch zum Zerkleinern der manchmal recht harten Pflanzennahrung. Um diesem doppelten Zweck zu genügen, ist er denn auch sehr kompliziert gebaut (s. Fig. 352). Die Mundränder des Oberschnabels haben in der Mitte einen zahnartigen Fortsatz. Davor ist die hakige Spitze feilenartig geraut. Diese Feile dient einmal zum Schärfen des Unterschnabels, der auf ihr von vorne

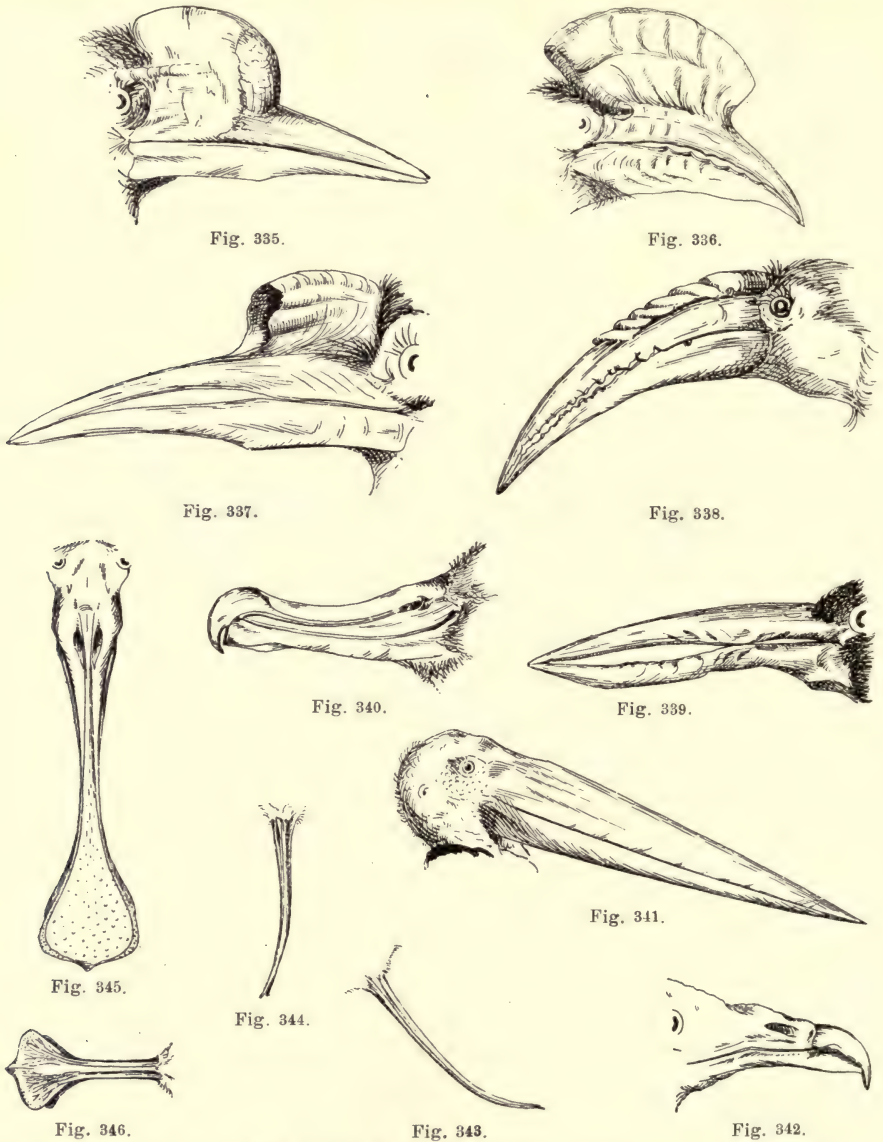


Fig. 335 bis 346. Vogelschnäbel. (Orig.)

Fig. 335. *Rhinoplax vigil* Forst. — Fig. 336. *Bycanistes cylindricus* Temm. — Fig. 337. *Buceros abyssinicus* Bodd. — Fig. 338. *Rhytidoceros plicatus* Forst. — Fig. 339. *Anastomus lamelligerus*. — Fig. 340. *Diomedea exulans* L. — Fig. 341. *Leptoptilus* sp. — Fig. 342. *Neophron percnopterus*. — Fig. 343. *Recurvirostra rubricollis*. — Fig. 344. *Anarhynchus frontalis* (von oben gesehen). — Fig. 345. *Platalea minor* (von oben gesehen). — Fig. 346. *Eurhynchus pygmaeus* L. (von oben gesehen).

(Alle Figuren, wo nichts bemerkt ist, in Seitenansicht.)

nach hinten kräftig hin und her bewegt wird, dann aber auch, um ein Abrutschen zu verhindern, sei es, daß sich der Vogel mit dem Schnabel an einen Ast hängt, sei es, daß ein Samenkorn zum Öffnen vom Unterschnabel dagegen gedrückt wird.



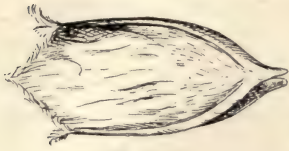


Fig. 347.



Fig. 347 a.



Fig. 348.

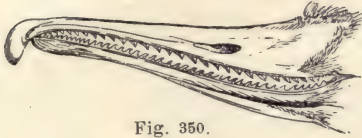


Fig. 350.



Fig. 349 a.

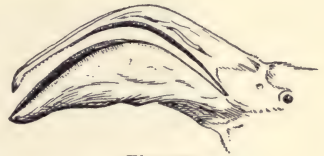


Fig. 349.

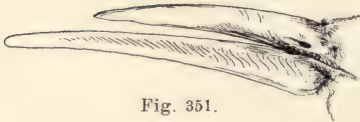


Fig. 351.



Fig. 353.



Fig. 354.



Fig. 352.



Fig. 356.



Fig. 357.

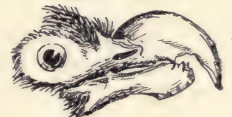


Fig. 355.



Fig. 358.



Fig. 359.



Fig. 360.

## Fig. 347 bis 360. Vogelschnäbel. (Orig.)

Fig. 347 a. *Canechroma cochlearia* L. (schräg von oben gesehen). — Fig. 347. Schnabel von unten. — Fig. 348. *Pelecanus crispus*. — Fig. 349. *Phoenicopterus roseus*. — Fig. 349 a. Desselben Querschnitt durch den Schnabel und durch dessen hintere Hälfte. — Fig. 350. *Merganser merganser* L. — Fig. 351. *Rhynchops nigra* L. — Fig. 352. *Microglossus aterrimus*. — Fig. 353. *Nestor notabilis* Gould. — Fig. 354. *Ptilotopus nasica*. — Fig. 355. *Didunculus strigirostris*. — Fig. 356. *Gallinago japonica*. — Fig. 357. *Lunda cirrhata*. — Fig. 358. *Passer domesticus*, jung, und Fig. 359 erwachsen (beide von oben gesehen). — Fig. 360. *Geronticus papillosus*.

(Alle Figuren, wo nichts bemerkt ist, in Seitenansicht.)

Selbst dieser hochspezialisierte Schnabel erlaubt noch weitere, noch genauere Anpassung an die Nahrung. Bei den Aras ist seine Wurzel außerordentlich verdickt, um selbst die steinharten Schalen verschiedener Palmenfrüchte zu zermalmen.

Dasselbe ist auch beim Ararakakadu (Fig. 352) der Fall, der im Schnabelbau große Ähnlichkeit mit dem Ara hat, dessen Schnabel aber außerdem noch in eine sehr lange, feine Spitze ausgezogen ist. Wie zweckmäßig dieser Schnabel gebaut ist, mag aus Wallaces Beschreibung über die Art seiner Verwendung entnommen werden. Die Hauptnahrung des Vogels ist die Kanariennuß. „Die Schale dieser ziemlich dreieckigen, außen ganz glatten Nuß ist so außerordentlich hart, daß nur ein schwerer Hammer sie aufbrechen kann. Der Ararakakadu nimmt ein Ende in seinen Schnabel, hält es mit seiner

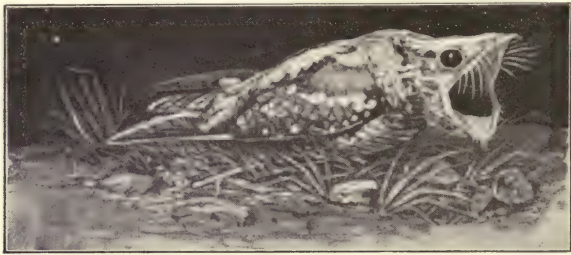


Fig. 361. Junge Nachtschwalbe, den Mund öffnend. Zeigt besonders schön das nur diesem Vogel zukommende Unterkiefergelenk. Nach einer Photographie von Dr. Heinroth. (Bartborsten retuschiert, da sonst wegen schwarzer Farbe unsichtbar.) Orig.

Zunge fest und schneidet durch seitliche sägende Bewegungen der scharf-randigen unteren Kinnlade ein queres Loch hinein. Darauf faßt er die Nuß mit dem Fuße, beißt ein Stück davon ab und hält es in der tiefen Kerbe des Oberkiefers fest, ergreift sorgsam die Nuß wieder, die jetzt durch das fasernde Gewebe des Blattes am Hinausgleiten gehindert ist, setzt den Rand des Unterkiefers in dem Loche ein und bricht mit einem mächtigen Ruck ein Stück Schale aus. Nunmehr nimmt er die Nuß wieder in seine Krallen, sticht die sehr lange und scharfe Spitze des Schnabels in das Innere und bohrt den Kern heraus, den er Stück für Stück verspeist.“

Daß aber dieses große, so plump aussehende Organ doch nicht etwa unbrauchbar zum Enthülsen kleiner Körner ist, erfahren wir von Schmid t. „Die Nahrung, ein Hanfkorn z. B., wird unter stetem Betasten mit der Zunge und von beiden Schnabelhälften ergriffen, mit der Zunge gegen den zahnartigen Absatz des Oberschnabels gestemmt und durch die untere Lade aufgeknackt. Nun fassen Unterschnabel und Zunge das Korn, und der Zahn des Oberschnabels reibt den Kern heraus, der zwischen beiden Schnabelhälften unter steter Mitwirkung der Zunge vorsichtig zerdrückt und zerrieben wird. Ist dies geschehen, so klemmt ihn die letztere, indem sie sich etwas anfeuchtet, zwischen sich und den Zungenbeinapparat in eine dort befindliche Querfurche. Nun wird rasch die Zunge zurückgezogen, der Bissen gegen den Gaumen geführt und, indem die Zunge wieder vorschneilt, an dem vordersten Querwulst des Gaumens abgestreift, wobei er über die Stimmritze hinweg in den Bereich der Schlundkopfmuskeln gelangt.“



Eine andere Modifikation des Papageienschnabels finden wir bei den neuseeländischen Nestorpapageien (s. Fig. 353). Der Oberschnabel bildet bei ihnen nur einen sehr flachen Bogen, er ist lang und in eine schlanke Spitze ausgezogen. Somit bekommt er eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Raubvogelschnabel. Und er wird auch tatsächlich wie dieser verwendet, indem die Tiere, die Allesfresser sind, gelegentlich an Aas gehen oder gar, wie die Keas, Schafen bei lebendigem Leibe große Fleischstücke herausreißen. Ursprünglich war allerdings dieser Schnabel wohl für die Wühle-



Fig. 362. Kopf der Schwalbe. (Nach Schmeil.)

reien in morschem Holz berechnet, mittels dessen sich die Nestorpapageien der darin hausenden Larven und Würmer bemächtigten.

Einer solchen Wühltätigkeit noch mehr angepaßt ist der sehr bewegliche Oberschnabel des Nasenkakadus (s. Fig. 354), der bei großer Länge noch schwächer gekrümmt ist. Tatsächlich wühlen mit seiner Hilfe die Vögel, wie ich in Tiergärten beobachtete, große und tiefe Löcher in den Boden. In ihrer australischen Heimat tun sie dies, um sich ihrer Hauptnahrung, unterirdischer Pflanzenzwiebeln und Knollen, zu bemächtigen.

Eine dem Papageischnabel sehr ähnliche Form hat der Oberschnabel der Zahntaube, während der Unterschnabel vorn jederseits drei Zähne trägt (s. Fig. 355). Die Tiere leben von den kugeligen Früchten des Maukebaumes, die aus fleischigen, lederartigen Kapseln mit dreikantigen Kernen im Inneren bestehen. Ich vermute, daß die Früchte gegen den Haken des Oberschnabels gepreßt und durch sägende Bewegung des Unterschnabels geöffnet werden.

Häufig finden wir bei den Vögeln den Schnabelgrund mit nach außen trichterförmig auseinanderstrebenden Borsten umstellt. Dies ist wohl meistens der Fall bei Vögeln, die im Fluge Insekten fangen, wie Todus. Auch der Bartvogel, der ja zum Teil von Früchten lebt, scheint Insekten nicht zu verschmähen. Ferner haben alle Nachtschwalben, mit einer zu erwähnenden Ausnahme, diese Borsten. Unsere Nachtschwalbe lebt ja von Insekten, die sie ausschließlich im Fluge fängt. Sie hat zu diesem Zweck eine bis hinter das Auge reichende Maulspalte erhalten, während der eigentliche Schnabel sehr kurz ist. So bildet das geöffnete Maul einen

riesigen, noch durch lange Borsten vergrößerten, nach vorn ganz offenen Trichter. Durch ein ihr allein von allen Vögeln zukommendes Gelenk im Unterkiefer wird eine ganz besondere Weite der Öffnung erreicht (vgl. Fig. 361).

In gleicher Weise ist ja auch bei dem Mauersegler (*Cypselus apus* L.) und den Schwalben der Mund umgestaltet (s. Fig. 362). Der Schnabel ist kurz, die Mundspalte weit, nur daß ihnen die Borsten fehlen. Beide fangen ja ebenfalls Insekten ausschließlich im Fluge. Und es ist interessant, festzustellen, wie bei diesen drei Vögeln die gleiche Lebensweise eine gleiche Körpergestalt hervorgerufen hat. Außer der Gleichheit des Mauls haben alle drei sehr lange spitze Flügel und sehr kurze schwache Füße. Zudem ist bei Mauersegler und Schwalbe der Schwanz ausgeschnitten. Die Ähnlichkeit ist so groß, daß das Volk auch alle als Schwalben bezeichnet. Es kennt außer den echten Schwalben eine Nachtschwalbe (*Caprimulgus*) und eine Turmschwalbe (*Cypselus*).

Bei den Nachtschwalben ist es interessant, zu verfolgen, wie die Umbildung des Mauls allmählich mit zunehmender Annäherung an die Lebensweise unseres Ziegenmelkers erfolgte. Der Guacharo (*Steatornis caripennis* Humboldt) hat noch einen kräftigen, ganz raubvogelartigen Schnabel und eine weite, aber nicht über die Augen hinausgehende Mundspalte. Beim Riesenschwalm (*Podargus strigoides* Lath.) reicht die Maulspalte schon bis hinter das Auge, der hakenförmig gebogene Schnabel ist zwar kurz, aber sehr kräftig, wie das bei Bewältigung der Mäuse und kleinen Vögel, die ihnen neben Insekten zur Nahrung dienen, nötig ist. Der Riesenschwalm (*Nyctibius grandis* Gm.) hat eine riesige Maulspalte und rudimentären Schnabel, aber ihm fehlen die Bartborsten fast völlig. Er hat sie aber auch beim Fange seiner Beute nicht nötig. Denn entweder fängt er im Fluge die riesigen Falter und Nachtschmetterlinge seiner südamerikanischen Heimat, oder er sitzt unbeweglich mit weitgeöffnetem Rachen auf einem Ast und lockt so durch den Schleim seiner Schleimhaut die Insekten an, die nun durch dessen Klebrigkeit gleich festgehalten werden. So sind wir allmählich zu der Form, wie wir sie beim Ziegenmelker kennen lernten, gekommen.

Auch die eigentümliche Schnabelform vieler Kolibris, von denen z. B. der Adlerschnabel (s. Fig. 363) einen halbkreisförmig gebogenen, der Schwertschnabel einen außergewöhnlich langen, über körperlangen Schnabel (s. Fig. 364) hat, steht in engster Beziehung zur Nahrung, welche diese Vögel aus dem Grunde langblütiger Pflanzen holen.

Noch haben wir eines besonders merkwürdigen Vogelschnabels zu gedenken; es ist das der des Papageientauchers (s. Fig. 357). Der Schnabel ist, von der Seite gesehen, dreieckig, an der Wurzel höher als an Kinn und Stirn, seitlich stark zusammengedrückt, hinten mit einer wulstigen Haut umgeben, die sich auch am Mundwinkel festsetzt und ihm beim Zu-



tragen von Futter für seine Jungen wesentliche Dienste leistet. Diese werden hauptsächlich mit Sandaalen (*Ammodytes tobianus*) gefüttert, welche er oft weit herholen muß. Da es nun zu mühsam wäre, jedes Fischchen einzeln zu holen, hat er in der Haut der Mundwinkel eine Einrichtung, mehrere auf einmal zu bergen. Er vermag nämlich, wie *Naumann* ausführt, „jedes einzeln gefangene Fischchen, nachdem er es totgekneipt hat, mit seinem Kopfe in den Mundwinkel zu klemmen, seinen schlanken Körper aber außen herabhängen zu lassen und so abermals zu tauchen und ein zweites Fischchen zu fangen, ohne das erste zu verlieren.“ Mit Tauchen, Fangen und Aufstapeln kann er so lange fortfahren, bis auf jeder Seite fünf bis sechs Fischchen neben der Kehle wie ein „Knebelbart“ herabhängen, was dem Tier ein eigenartiges Aussehen gibt. Daß die Hornplatte an der Schnabelbasis eigens



Fig. 363.

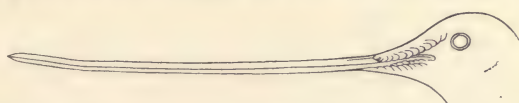


Fig. 364.

Fig. 363 und 364. Zwei Kolibriköpfe. Fig. 363. *Eutoxeres aquila*. Fig. 364. *Docimastes ensifer*. (Nach *Ridgway*.)

zum Herbeitragen des Futters bestimmt ist, scheint daraus hervorzugehen, daß sie nur während der Brutzeit auftritt.

Dies mag uns zu den jungen Vögeln überführen, von denen manche ebenfalls schon eine gewisse Anpassung des Mundes an die Nahrung aufweisen. Die jungen Nesthocker packen entweder selbständig die ihnen von den Eltern dargebrachte Nahrung (Übergang zu den Nestflüchtern), in diesem Fall benötigen sie keine besondere Anpassung, oder sie werden von den Alten gestopft. Geschieht das, indem die Eltern den Schnabel oder womöglich den ganzen Kopf der Jungen in den Schnabel nehmen, dann ist ebenfalls noch eine besondere Anpassung entbehrlich. Vorteilhaft aber wird eine solche, wo der Schnabel der Eltern dazu zu kurz ist. Dann wird der Schnabel der Jungen durch eine weiche Haut am Grunde verbreitert, so daß die Nahrung nicht so leicht daneben gelangt (s. Fig. 358 u. 359). Auch die oft sehr lebhaft gefärbte Färbung des Rachens junger Weichfresser steht wohl mit der Fütterung in Zusammenhang. So ist er nach *M. Heinroth* bei jungen Garten- und Sperbergrasmücken blutrot, bei Steinschmätzer und Baumpieper orange, beim Heuschreckensänger leuchtend gelb. Vielleicht soll diese Farbe für die Alten gewissermaßen ein Wegweiser sein, wohin sie ihre Nahrung abzugeben haben. Ob auch die leuchtend lackschwarzen Punkte auf der Zunge der Rohrsänger dieselbe Bedeutung haben, sei dahingestellt.

Eine der eigenartigsten Anpassungen an die Nahrung ist wohl die Asymmetrie des Kreuzschnabels (s. Fig. 365). Bei ihm liegen Ober- und Unterschnabel nicht in einer Ebene, sondern der letztere krümmt sich seitwärts

heraus. Er kann sich dabei rechts oder links herausbiegen, wonach man Rechts- und Linksschläger unterscheidet, aber die letzteren scheinen die häufigeren zu sein. Wenigstens fand D u e r s t, dem wir eine eingehende Untersuchung, besonders auch über die Verwendung des Schnabels, verdanken, unter 33 Kreuzschnäbeln 23 Linksschläger.

Die Nahrung besteht vorwiegend aus Tannensamen. Diese liegen dicht an der Achse des Tannenzapfens und werden von einer oberen und einer unteren Deckschuppe, die fest aneinanderschließen, gehalten. Der Druck, den die obere Schuppe auf die untere ausübt, kann bis zu 250 g betragen, also das Acht- bis Zehnfache des Lebendgewichtes des Vogels.

Wie verfährt er nun, um diesen Widerstand zu überwinden? Der Vogel stellt sich — ich folge hier D u e r s t — so, wie er am besten an den Zapfen



Fig. 365. Muskelasymmetrie am Kopfe von *Loxia curvirostra*. Linksschläger. (Nach D u e r s t.)  
 a Hypertrophische linke Hälfte des Musc. temporalis; b Hypertrophische rechte Hälfte des Musc. cucullaris.

gelangen kann. Dabei nimmt ein Rechtsschläger stets die rechte Seite, ein Linksschnäbler stets die linke in Angriff. Daß diese Angriffsweise für ihn wichtig ist, ist daran zu erkennen, daß ein Linksschläger, der nicht an die rechte Seite des Zapfens gelangen kann, sich umkehrt und mit dem Kopf nach abwärts zu arbeiten beginnt.

Um nun zu dem Samen zu gelangen, öffnet der Vogel den Schnabel und verschiebt den Unterkiefer so, daß beide Haken in einer Ebene liegen. So bildet der Schnabel einen Keil, der zwischen die beiden Deckschuppen bis auf den Schuppengrund geschoben wird. Nun schließt der Vogel den Schnabel, was natürlich bei dem Widerstand der beiden Schuppen große Kraft erfordert, indem er ihn seitlich und rückwärts bewegt. Es ist nun klar, daß hierbei der Musculus digastricus, der Heber des Unterkiefers, auf der Seite am stärksten in Anspruch genommen wird, wo die Schnabelspitze liegt, woraus eine starke einseitige Hypertrophie und Asymmetrie dieses Muskels resultiert.

Durch dieses Schließen des Schnabels, der ja wie die Spitzen zweier aneinander vorbeigehender Schenkel eines Greifzirkels wirkt, werden die beiden Deckschuppen auseinandergetrieben. Gleichzeitig stößt dabei der Ober-



schnabel die ja sehr lose befestigten Samen los, die dann auf die Zunge fallen in dem Moment, wo der Vogel den Schnabel völlig schließt. Stets wird nämlich der Schnabel so eingeschoben, daß der Unterschnabel auf der unteren Deckschuppe liegt.

Das Vorziehen des Kopfes wird verschieden gemacht. Meist dreht der Vogel den Kopf mit Hilfe der Halsmuskulatur, während sich der Schnabel auf dem Zapfengrunde befindet; da dies gleichfalls eine ziemlich große Kraft braucht, so resultiert daraus eine Asymmetrie der Cucullarismuskulatur.

Durch dieses Umwenden des Kopfes auf dem Schnabelgrunde wird dann der Schnabelhaken aufrecht gestellt und zerreißt beim Herausziehen des Kopfes gewöhnlich die ganze Fruchtschuppe der Länge nach.

Hier und da kommt es aber auch vor, daß der Vogel den Kopf in der seitlichen Lage zurückzieht.

Schon Marshall glaubt diese Asymmetrie auf eine mechanische Ursache zurückführen zu sollen. Und Duerst ist wohl im Recht, wenn er als Ursprungsform schon einen Vogel mit hakig übergebogenem Oberschnabel und kegelförmigem Unterschnabel annimmt, nämlich den Fichtengimpel (*Pinicola enucleator* L.). Dieser Vogel lebt von Fichtensamen, kann aber erst zu ihm gelangen, wenn sich die Schuppen schon geöffnet haben. Also nur bei ihm konnte es von Wert sein, auch außerhalb der Reife zu den Samen gelangen zu können.

Nicht unwesentlich für diese Auffassung von der mechanischen Entstehung ist es, daß der Schnabel der Jungen gerade ist und erst später Kreuzform annimmt.

Schon beim Kreuzschnabel sehen wir außer dem Schnabel noch andere Teile des Körpers, wie die Muskulatur des Schnabels, in Mitleidenschaft gezogen. Das ist noch mehr der Fall beim Specht. Der Vogel kommt zu seiner Nahrung, im Holz oder unter Baumrinde lebenden Insekten, indem er Löcher in das Holz hackt. Freilich tun dies nicht alle, manche leben auch mehr oder weniger von anderen Insekten, besonders Ameisen. Die unmittelbare Beziehung des Schnabels zur Nahrung ist nun so zu erkennen; je mehr eine Spechtart darauf angewiesen ist, ihre Nahrung aus hartem Holz zu nehmen oder ihre Bruthöhlen in hartes Holz zu meißen, um so gerader und fester ist der Schnabel. Bei großen Arten, wie dem Schwarzspecht, bildet der Schnabel eine nach vorn verjüngte vierseitige Pyramide, deren Kanten von den Schnabelrändern, dem Schnabelfirst und der Dillenkante des Unterschnabels gebildet werden. Der Hornüberzug des Oberschnabels überragt den des Unterschnabels etwas, er ist seitlich zusammengedrückt und am Ende senkrecht wie ein Meißel abgestutzt.

Die Kraft, mit der der Vogel schlägt, ist eine bedeutende. Mehrere Umstände wirken zusammen, um sie möglichst zu verstärken. Richtet der Vogel, um zum Schlage auszuholen, den Vorderkörper in die Höhe, so wird

der Schwanz mit den kurzen, steifen, elastischen Federn so fest an den Stamm gepreßt, daß die Federkraft den Schlag unterstützen muß. Dann ist der Kopf wie ein Hammer gebaut, indem das Hinterhauptsloch ganz auf die Unterseite des Schädels gerückt ist und sich die Hinterhauptsregion weit nach hinten über die Verbindung des Kopfes mit der Wirbelsäule erstreckt. Der Hals selbst ist kurz, um eine mögliche Treffsicherheit des Schlages zu garantieren. Anderseits sitzen die Beine relativ weit hinten, um so ein weites Ausholen zum Schlage zu gestatten.

Um beim Schlage vor Erschütterungen möglichst gesichert zu sein, ist der Kopf außerordentlich fest gebaut. Die Knochen des Hirnschädels sind dicker als bei anderen gleich großen Vögeln. Zwischen die Augen schiebt sich eine fast völlig verknöcherte Scheidewand. Die Beweglichkeit des Oberkiefers ist so gut wie aufgehoben. Das Quadratbein ist nahezu unbeweglich mit dem Schädel verbunden und das knöcherne Gaumendach

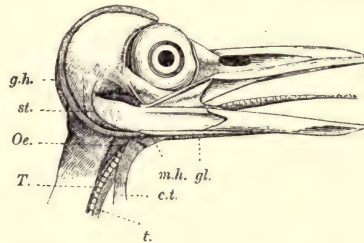


Fig. 366. Schädel von *Dendrocopos major*. (Nach Leiber.)

*c. t.* musc. cleido-thyroideus; *g. h.* musc. genio-hyoideus (Zungenbeinhörner); *gl.* Unterzungendrüse; *m. h.* musc. mylohyoideus post.; *c. t.* Ansatzstelle am Schädel; *t.* musc. trachealis; *Oe.* Oesophagus; *T.* Trachea.

des Oberschnabels liegt in unmittelbarer Fortsetzung des Grundteiles des Schädels.

Beim Specht dient eben der Schnabel nur dazu, den Zugang zur Nahrung zu eröffnen. Das ist auch der Fall, wenn der Mittelspecht Haselnüsse zwischen Astgabeln klemmt und sie dann durch Schnabelhiebe öffnet, oder wenn der große Buntspecht Tannenzapfen in Baumlöcher klemmt, um die Deckschuppen wegzuhacken. Auch die Spechtmeise verfährt so. Aber das eigentliche Organ, mit dem die Nahrung ergriffen wird, ist bei den Spechten die Zunge.

Im allgemeinen kommt der Zunge der Vögel keine große Bedeutung beim Erwerb der Nahrung zu. Sie kann daher sogar ganz rudimentär werden, wie beim Pelikan, dem sie nur im Verschlingen seiner großen Nahrungsbrocken hinderlich würde. Haben solche Vögel mit rudimentären Zungen lange Schnäbel wie der Wiedehopf, so bleibt ihnen oft nichts anderes übrig, um Nahrung verschlucken zu können, als sie emporzuwerfen und dann wieder aufzufangen.

Bei den Spechten nun ist sie, wie gesagt, in den Dienst des Nahrungs-



erwerbes getreten. Sie ist außerordentlich weit vorstreckbar, und dadurch befähigt, die Beutetiere in ihre Gänge zu verfolgen und sie hier zu fangen. Vorn ist sie mit einer verhornten, nadelfeinen Spitze versehen, welche anatomisch der Zunge der übrigen Vögel entspricht (s. Fig. 384). Der weiche, dahinterliegende Teil, der die eigentliche funktionelle Zunge bildet, ist ein von der Mundschleimhaut abzuleitender Schlauch. Seine Wand ist kautschukartig dehnbar, in der Ruhe in zahlreiche Querringel gelegt und außerdem an seiner Basis unter dem Kehlkopf eingestülpt, so daß er in einer Art Duplikatur liegt. So wird das ganze Gebilde außerordentlich ausdehnbar. Die Zungenspitze ist mit kleinen Widerhaken besetzt, die allerdings wohl mehr zur Unterstützung der Tastfunktion als zum Festhalten der Beute dienen. Die Zunge der Spechte scheint nämlich ein sehr feines Sinnesorgan zu sein. Überall in ihrer Unterhaut finden sich größere, vom Nervus glosso-

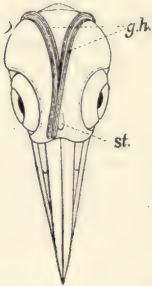


Fig. 367. Schädel von *Dendrocoptes medius*. (Nach Leiber.)

*g. h.* musc. genio-hyoideus;  
*st.* Stirnhöcker.

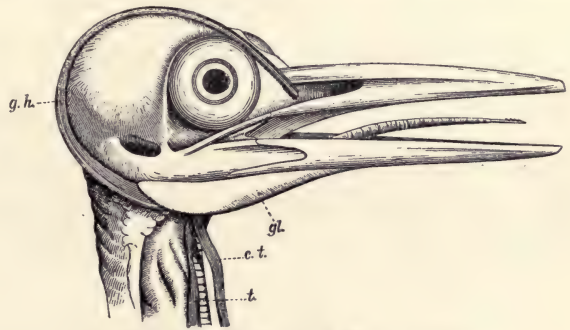


Fig. 368. Schädel von *Picus martius*.  
(Buchstaben wie in Fig. 336.)

(Nach Leiber.)

pharyngeus versorgte und besonders in der Zungenspitze kleinere, tieferliegende, von einem Zweig des Nervus hypoglossus versorgte Tastkörperchen.

Zum Festhalten der Beutetiere scheint hauptsächlich der zähe, klebrige Schleim zu dienen, der von zwei mächtigen, im Unterschnabel liegenden Drüsen abgesondert wird und die ganze Zunge überzieht. Außerdem dient die harte Spitze zum Aufspießen weicherer Insektenlarven, wie Prinz Ludwig Ferdinand und Leiber übereinstimmend berichten. Hat doch Leiber Buntspechte damit sogar die ziemlich harten Panzer der Mehlwürmer durchbohren sehen.

Übrigens unterscheidet Leiber nach ihrer Lebensweise zwei Gruppen von Spechten. Die einen, vom Typus der Buntspechte, finden ihre Nahrung hauptsächlich durch Aufhacken der Insektengänge in den Bäumen. Dementsprechend ist ihre Zunge zwar weit vorstreckbar, aber doch nur so weit, daß ihre zum Aufspießen der Insekten nötige Festigkeit nicht darunter leidet. Bei ihnen ist dementsprechend auch die Hornspitze besonders fein und lang und mit einer großen Zahl Widerhaken versehen.

Die andere Gruppe der Spechte, mit dem Typus des Grünspechtes, lebt so lange als möglich von Ameisen. Bei ihnen hat die Zunge analog anderen Ameisenfressern (vgl. a. Säugetiere S. 667) die größtmögliche Ausstreckfähigkeit bekommen. Sie ist wurmartig beweglich geworden und wird nur als Leimrute verwendet. Dies zeigt am besten die Zunge des Wendehalses, die gänzlich unbewehrt ist, wenn auch kaum länger als die des Buntspechtes.

Dieses weite Herausstrecken der Zunge wird ermöglicht durch eine ge-

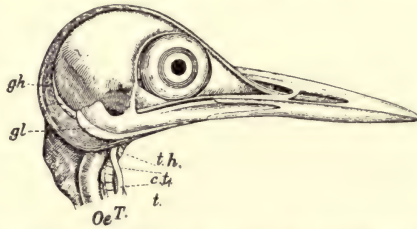


Fig. 369. *Gecinus viridis* juv. Abgebaltger Kopf von der rechten Seite. Der Oberschnabel ist teilweise aufgebrochen, um die Enden der Zungenbeinhörner zu zeigen. Die Hörner liegen dem Schädel überall dicht an, die Schleimdrüsen (*gl*) sind noch klein. (Nach Leiber.)  
*c. t.* musc. cleido-thyreoides; *g. h.* musc. geniohyoideus; *t.* musc. trachealis; *t. h.* musc. tracheo-hyoideus; *Oe*. Oesophagus; *T.* Trachea.

waltige Verlängerung ihres Stützgerüsts, besonders der Zungenbeinhörner. Diese müssen sich, um einen Platz zu finden, um den Kopf herumlegen, wobei man eine allmähliche Längenzunahme bei den einzelnen Arten

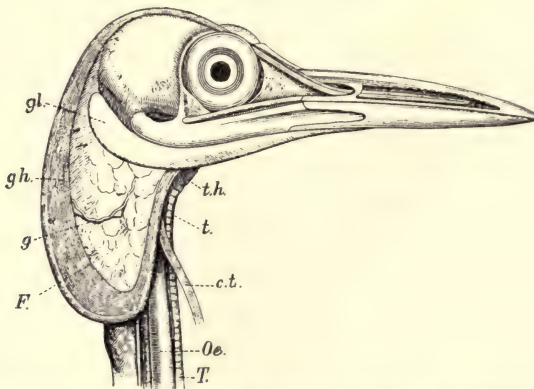


Fig. 370. *Gecinus viridis* adult. Abgebaltger Kopf von rechts. Oberschnabel aufgebrochen, um die Enden der Zungenbeinhörner zu zeigen. (Nach Leiber.)  
*g* Ast des nerv. glosso-pharyngeus, der in den musc. genio-hyoideus eintritt; *F* Binde- und Fettgewebe der Hornschlinge. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 336.

beobachten kann. Bei *Dendrocopus major* L. (s. Fig. 366) reichen sie von rückwärts etwa bis zu den Augen, bei *Dendrocoptes medius* L. etwa bis zum Schnabelfirst (s. Fig. 367), werden aber bei ihm durch ein medianes Höckerchen auf der Stirne abgelenkt, und zwar meistens nach rechts. Bei weiterer Ausdehnung nach vorn legen sich die Zungenbeinhöcker, wenn ein Stirnhöcker vorhanden ist, um das rechte Auge (*Dendrocopus villosus* L.).



Ist kein Stirnhöcker vorhanden, so treten sie in den Oberschnabel ein, indem sie in einen Hohlraum des Intermaxillare, nicht in die Nasenhöhle, eindringen, wie bei *Picus martius* L. (s. Fig. 368).

Sind sie in der Intermaxillarröhre bis an die Schnabelspitze vorgedrungen, was beim jungen Grünspecht der Fall ist (s. Fig. 369), und sollen sie sich noch weiter ausdehnen, so kann das nur geschehen, indem sie sich in ihrem mittleren Teil in den Hals hinabsenken, wie bei *Jynx torquilla* L., der im Verhältnis zur Schädelgröße das längste Zungenbein besitzt, oder bei den alten *Gecinus viridis* L., wo sie fast bis zur Schulter herabreichen

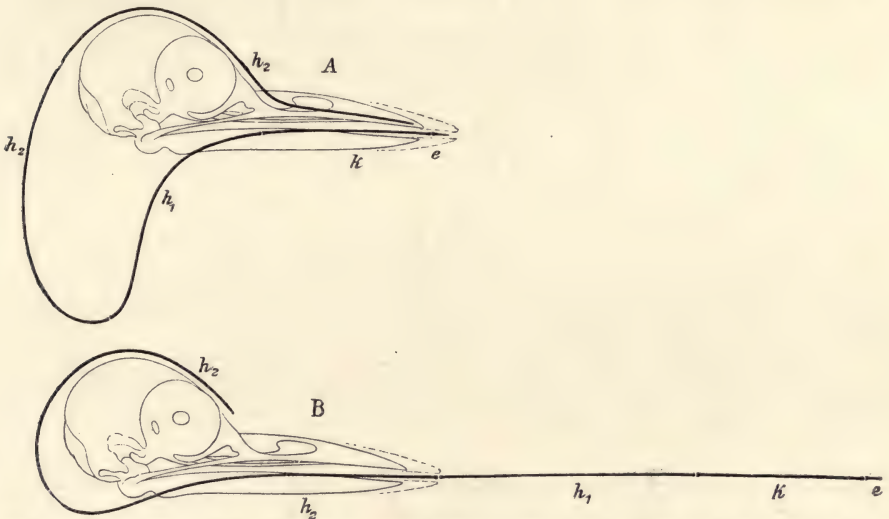


Fig. 371. Zungenskelett von *Gecinus viridis*, etwas schematisiert. Umrisse des Schädels angedeutet, die punktierten Konturen bezeichnen den Hornschnabel. (Nach Leib er).

A in der Ruhe; B maximal gestreckt; e os entoglossum; k Zungenbeinkörper; h<sub>1</sub> basales Glied; h<sub>2</sub> oberes Glied der Hörner.

(s. Fig. 370). Sein Zungenbein hat eine Länge von 23 cm bei einer Schnabellänge von etwa 5,3 cm.

Die Zungenbeinhörner der Spechte zeigen die Eigentümlichkeit, daß zwischen dem vorderen und hinteren Abschnitt nicht wie bei anderen Vögeln eine gelenkige Verbindung besteht, vielmehr bilden die beiden Abschnitte zusammen jederseits einen einzigen, sehr elastischen Stab. Sie sind der ganzen Länge nach vom *Musculus geniohyoideus* begleitet, der sie je nach der Art mehr oder weniger vollkommen scheidenförmig umgibt. Er inseriert vorn nahe der Kinnsymphyse. Durch seine Kontraktion werden also die hinteren freien Zungenbeinhörner nach vorne gezogen und beim Grünspecht und Wendehals gleichzeitig gerade gestreckt. Hierdurch wird aber das Zungenbein nach vorn getrieben, das von dem oben beschriebenen Mundschleimhautschlauch umhüllt ist, und so die Zunge vorgestreckt (s. Fig. 371). Ein besonderer, den anderen Vögeln fehlender Muskel zieht

den Kehlkopf nach vorn und erleichtert so das Ausstrecken der Zunge wesentlich.

Bei einem ausgewachsenen Grünspecht kann der Zungenschlauch um mehr als 8 cm verlängert werden; hierzu kommen noch 2 cm, um welche der Kehlkopf nach vorn gezogen werden kann, so daß die vollständig ausgestreckte Zunge 10 cm aus dem Schnabel herausragen kann.

Vor und während des Ausstreckens der Zunge drücken gewisse Muskeln auf die Schleimdrüsen, so daß die ganze Zunge mit dem klebrigen Sekret überzogen wird.

Das Zurückziehen der Zunge geschieht zum geringeren Teil automatisch infolge der Elastizität des Skeletts, zum größeren Teil durch besondere Muskeln, wobei die Zungenbeinhörner wieder mechanisch in ihre Ruhelage geschoben werden.

Bei den Honigsaugern ist die Zunge am vorderen Ende gespalten (s. Fig. 372, 381 u. 382). Der hintere, ungespaltene Teil trägt auf seiner Oberseite eine tiefe Furche. Nach vorn rollt sich das untere Blatt der Zunge allmählich nach oben um, eine Einrollung, die sich auch auf die gespaltenen Enden fortsetzt. So wird die Zunge zum Rohr umgestaltet, das nach rückwärts durch den gleichfalls wie ein Rohr (nach Werth) wirkenden Schnabel verlängert wird.

Da die honigsaugenden Vögel ganz verschiedenen Ordnungen angehören, gibt die gleiche Ausbildung der Zunge bei ihnen ein gutes Beispiel für

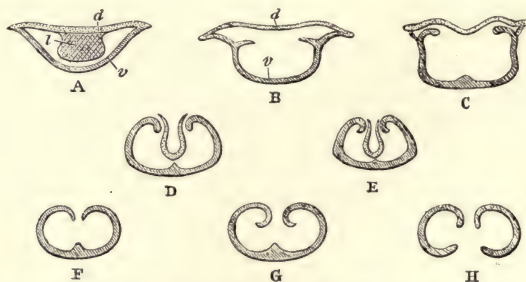


Fig. 372. Schnitt durch die Zunge von *Cinnyris* von der Wurzel A nach der Spitze H zu. (Nach Gadow.)

Konvergenz bei gleicher Ernährung. Die Ränder der Zunge sind dabei besonders an der Spitze eigenartig gefranst.

Es wird damit wie mit einem Pinsel der Honig aufgetupft. Das Aufsaugen geschieht dann nach Gadow's Untersuchungen dadurch, daß beim Vorstrecken der Zunge gleichzeitig der Larynx mit vorgestreckt und das hintere Ende der Zunge herabgedrückt wird und so zwischen Zunge und Gaumen ein luftfreier Raum entsteht, wohin die Flüssigkeit aufgesaugt wird. Das mag noch unterstützt werden dadurch, daß die Fransen am unteren Ende der Zunge, welche häufig spiralförmig umeinandergedreht



sind, eine kapillare Anziehung auf der Flüssigkeit aufsuchen. Nach *Werth's* Beobachtungen scheint das letztere allein der Fall zu sein. Er sah, wie gefangene afrikanische Nektarinien die Zunge in Sirup eintauchten und dann wieder zurückzogen, die Spitze aber nicht dauernd in der Flüssigkeit ließen.

Dagegen behauptet *Dahl*, bei den Nektarinien und Meliphaginen des Bismarckarchipels nur Insekten als Nahrung haben feststellen zu können. Es scheint also noch nicht alles in dieser Frage hinreichend geklärt zu sein.

Das freie Zungenende kann dabei entweder nur eine einzige Röhre

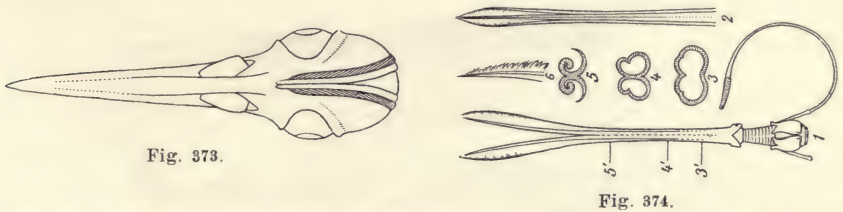


Fig. 373 und 374. Kopf (Fig. 373) und Zunge (Fig. 374) von *Eulampis holosericeus*.  
(Nach *Ridgeway*.)

1 Zunge mit den beiden Spitzen getrennt ausgebreitet; 2 eine Spitze allein aufgerollt wie im Leben; 3—5 Schnitte durch die Zunge an der von Nr. 1 durch 3'—5' bezeichneten Stelle; 6 Spitze allein stärker vergrößert als alles andere.

bilden, wie bei *Hemignathus*, oder es kann, wie bei den Nektarinien und bei den Meliphaginae in zwei oder gar in vier, acht gefranste Röhrrchen (s. Fig. 382) gespalten sein.

Anders ist die Zunge der Kolibris gebaut (s. Fig. 373 u. 374). Sie stellt gewissermaßen einen gummischlauchartigen Überzug über das Zungenbein dar, der sich nach vorn in zwei teilt. Aber diese Schläuche, die sich in die beiden Spitzen der tiefgespaltenen Zunge fortsetzen, sind vorn nirgendsgeöffnet. Vielmehr sind die beiden Spitzen der Zunge vorne ein weites Stück solid. Aber eine mittlere Falte rollt sich nach rechts und links um. Diese Einrollung erstreckt sich nur über den gespaltenen Teil, nicht über den unpaaren Teil der Zunge. Ihr hinteres Ende bleibt also weit vom hinteren Ende des Schnabels entfernt, so daß es zweifelhaft ist, ob die Kolibrizunge als Saugzunge wie bei den Honigsaugern betrachtet werden kann. Und tatsächlich scheinen ja auch die Kolibris mehr von den kleinen Insekten zu leben, die sie aus dem Inneren der Blumen holen und mit den feinen gefransten Enden ihrer Zungenspitze auftupfen, als von Blumenhonig, wie man früher glaubte. Sie verstehen es auch sehr gewandt, die Insekten im Fluge zu fangen. Und wenn bei Gefangenen beobachtet wurde, daß sie Sirup nahmen oder Weinbeeren ausleerten, so haben sie diese Säfte wohl nur um ihren Durst zu stillen oder der Leckerei wegen genommen. Hierbei mag ihnen der Bau ihrer Zunge insofern wohl zu Hilfe kommen, als seine aufgerollten und gefransten Enden wie Kapillarröhrrchen wirken.



Fig. 375.

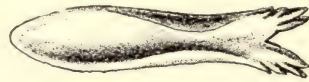


Fig. 376.

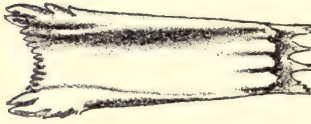


Fig. 377.



Fig. 378.

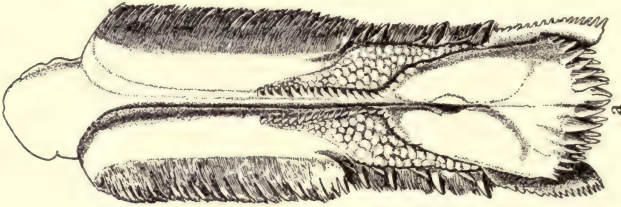


Fig. 379.

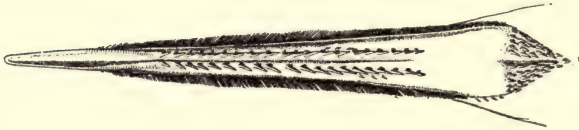


Fig. 380.



Fig. 381.

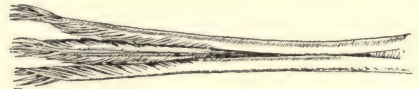


Fig. 382.



Fig. 383.

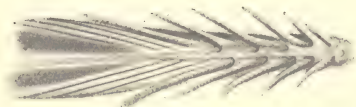


Fig. 384.

## Fig. 375—384. Vogelzungen.

Fig. 375. *Geothlypis agilis*. — Fig. 376. *Spinus tristis*. — Fig. 377. *Lophophanes* spec. — Fig. 378. *Aptenodytes longirostris*. — Fig. 379. *Bernicla canadensis*. — Fig. 380. *Merganser serrator*. — Fig. 381. *Certhiola bahamensis*. — Fig. 382. *Tropidorhynchus* spec. — Fig. 383. *Loxia* spec. (sämtlich nach Lucas). — Fig. 384. *Gecinüs viridis*. (Nach Leiber.)

Aber Insektennahrung bleibt immer die Hauptsache, und alle Gefangenen, die man am Fange von Insekten hinderte und nur mit Honig oder Sirup ernähren wollte, sind bald an Entkräftung eingegangen.

Die Zweiteilung der Zungenspitze ist wohl eine von den Reptilien ererbte Form. Die einfachste und ursprünglichste Gestalt finden wir bei



Insektenfressern, wie den Schwalben und Seglern, die die ursprüngliche Nahrung noch beibehalten haben. Sie ist hier dreieckig mit zwei kleinen Spitzen vorne, wie bei vielen Reptilien und Amphibien (s. Fig. 375).

Aus dieser Form kann selbst die komplizierteste abgeleitet werden. Und selbst die langen Spitzen der Kolibrizunge entwickeln sich erst post-embryonal aus zwei ganz kurzen Spitzchen. Bei dem Kreuzschnabel (s. Fig. 383) und Trauerzeisig (s. Fig. 376), die neben Distelsamen von kleinen Grassamen leben, ist sie ein zum Sammeln derselben sehr geeignetes schaufelartiges Werkzeug geworden durch seitliches Aufrollen der Ränder. Bei der amerikanischen Meise ist die vierspitzige Zunge eine sehr geeignete Gabel geworden (s. Fig. 377), um Spinnen, Eier von Insekten und ähnliche Nahrung aufzupicken.

Aber nicht in allen Fällen können wir die Form der Zunge deuten. Die eigentümlich mit Widerhaken besetzte Zunge der Pinguine (s. Fig. 378) mag beim Festhalten irgendwelcher pelagischer Tiere, vielleicht kleinen Krustaceen, Dienste leisten. Völlig unklar ist aber der Zweck der langen, schmalen, an den Seiten stark gefransten Zunge von Rhamphastus, der doch ausschließlich von Früchten lebt. Wir müssen aber in solchen Fällen bedenken, daß die Zungen manchmal für eine bestimmte Nahrung geeignet sind, die der Vogel nur während einer kurzen Jahreszeit zu sich nimmt, da sie nur während eines gewissen Teiles des Jahres zur Verfügung steht. So können die Spinusarten nur dann Grassamen fressen, wenn eben solche vorhanden sind.

Ebenso wie die gleiche Nahrung bei verschiedenen Gruppen dieselbe Zungenform hervorruft, kann auch umgekehrt verschiedene Nahrung bei nahen Verwandten verschiedene Zungenform bewirken.

Die Enten leben ja hauptsächlich von kleiner pflanzlicher oder tierischer Nahrung, die sie gewinnen, indem sie das Wasser, besonders aber den Schlamm, durchseihen. Zu diesem Zweck hat die Zunge (s. Fig. 379 und 334) an der Seite zwei Doppelreihen ansehnlicher Bürsten, die in Verbindung mit den Lamellen des Schnabels den Seihapparat bilden. Die Spitze trägt einen wohl zum Aufrühren des Schlammes dienenden Hornnagel. Die ganze Zunge ist sehr breit und füllt den ganzen Schnabel aus, um das aufgenommene Wasser ordentlich auspressen zu können.

Der den Enten nächstverwandte Säger nährt (s. Fig. 380) sich vorwiegend von Fischen. Ein Seihapparat ist für ihn überflüssig. Die Zunge ist daher relativ schmal, die Bürsten klein, aber auf der Zunge stehen zwei Längsreihen von Widerhaken, die im Verein mit den sägezahnartigen Vorsprüngen des Schnabels die schlüpfrige Beute festhalten.

Im allgemeinen bedarf der Vogel einer großen Menge Nahrung. Wenn es auch einzelne gibt, die lange hungern können, so sind das doch Ausnahmen. Die andauernde lebhafteste Bewegung setzt eben einen großen Kräfteverbrauch

voraus. So gibt es denn Vögel, die sich in Zeiten des Überflusses Vorratskammern anlegen. Besonders Räuber tun das gern, wie z. B. die Eulen. Und der Uhu soll bei großen Beutetieren das Fleisch aus der Haut herausfressen und diese dann zusammenwickeln, um das übrigbleibende Fleisch vor dem Austrocknen zu schützen. Auch Vögel, die von Pflanzennahrung leben, sammeln Vorräte. Von den Spechten verdankt der amerikanische *Meleanerpes formicivorus* Swains. seinen deutschen Namen Sammelspecht dieser Gewohnheit. Er bohrt im Herbst kleine Löcher in die Eichen oder Fichten und hebt darin Eicheln auf. Es wird dabei jede Eichel so fest in das für sie bestimmte Loch eingekeilt, daß sie kaum herauszuziehen ist. Als drittes Beispiel nenne ich die Schneehühner, die sich nach Brehm Vorratshaufen im Schnee anlegen sollen.

## 2. Verhalten zu fremden Lebewesen.

**Waffen und Schutzvorrichtungen.** Besondere Waffen finden wir bei den Vögeln selten ausgebildet. Meistens genügen die zum Nahrungserwerb dienenden Organe, Schnabel und Krallen, zur Verteidigung. Einzelne Schutzorgane kommen vor. So hat der Strauß auf der Brustmitte eine hornige Schwiele, die hier beim Niederlegen schützt. Auch wenn er gegen irgend etwas anrennt, soll er darin, wie in dem sehr dicken Brustbein, einen Schutz haben. Cronwright Schreiner sah einen Strauß mit der Brust gegen einen 10 cm starken Pfahl anrennen und diesen glatt durchbrechen, ohne daß sich der Vogel im mindesten verletzte.

Einen ähnlichen Zweck hat wohl auch der Helm der Kasuare, die Waldbewohner sind und bei ihrem schnellen Lauf aber leicht gegen Bäume anrennen können.

Besondere Schutzwaffen kommen eigentlich gar nicht vor, wenn man nicht den großen Federkragen des männlichen Kampfjägers als Schild bei den gegenseitigen Kämpfen ansehen will. Auch die langen Beine des Sekretärs mit ihren harten Hornschilden können schließlich als Schutz gegen Schlangenbisse angesehen werden. Gegen solche dient übrigens auch bei ihm wie bei anderen schlangenfressenden Vögeln der vorgehaltene Flügel als Schild. Der Flügel wird auch besonders bei Raubvögeln gern als Angriffswaffe verwendet, um ihre Beutetiere mit mächtigen Schlägen zu betäuben.

So ist denn bei einigen Vögeln, wie dem Kiebitz, den Spornrallen, den Sporngänsen u. a., vorn am Flügelbug ein Sporn entwickelt. *Casarca cana* Gm. (Bergbaumgans), *Palamedea* (s. Fig. 385) und *Chauna* haben sogar zwei. Diese Hornsporen können sogar von Knochenkernen gestützt sein, so daß sie höchst gefährliche Waffen bilden.



Bei Hühnervögeln finden sich solche Sporen hinten am Lauf. Meistens ist es nur einer. Polyplektrum und Ithagines besitzen aber zwei bis drei. Bei den Phasianiden sind sie im männlichen Geschlecht bedeutend stärker oder allein entwickelt. Es ist dies wohl ein Hinweis darauf, daß es sich bei den Sporen der Hühnervögel ursprünglich allein um männliche Waffen handelte.

Die umgebogenen Krallen der Raubvögel sind sowohl bei Angriffen wie



Fig. 385. *Palamedea cornuta* L. (Nach Brehm.)

bei der Verteidigung ganz gefährliche Waffen. Es ist ja bekannt, daß sich fast alle Raubvögel gegen übermächtige Feinde verteidigen, indem sie sich auf den Rücken werfen und mit den Füßen nach ihren Gegnern hauen. Durch Polster unter den Zehen (s. Fig. 322) sind die Nägel der Raubvögel vor allzugroßer Abnutzung geschützt. Auch die stumpferen Klauen der Strauße dienen der Verteidigung bei den Tieren, die sich hauptsächlich mit gewaltigen Fußschlägen verteidigen. Besonders die dreikantige Klaue an der Innenzehe der Kasuare ist eine fürchterliche Waffe geworden.

Auch die Abschreck- und Imponierstellungen sind hier zu erwähnen. Hierhin gehört es, wenn die Eule mit gesträubtem Gefieder und gespannten Flügeln und Schnabelknappen auf ihren Gegner losgeht. Allgemein bekannt ist auch die Haltung des männlichen Schwans, wenn sich ein Gegner naht. Er hebt dann die Flügel halb und schwimmt in eigentümlicher, stolzer Haltung in ruckweiser Bewegung — es werden hierbei im Gegensatz zum gewöhnlichen Schwimmen beide Beine gleichzeitig bewegt — dem Feind entgegen. Er „segelt nicht etwa vor dem Winde“, sondern nimmt eine Imponierstellung ein, welche ihn dem Angreifer größer, furchtbarer und schrecklicher erscheinen lassen soll.

Weniger wehrhafte Vögel entgehen dadurch ihren Feinden, daß sie sich gut zu verstecken verstehen. Bekannt ist ja, wie gut sich die Rebhühner „drücken“ können. Manche Vögel nehmen bei diesem Verfahren absonderliche Stellungen ein, wie die Rohrdommel, die sich erschreckt senkrecht emporrichtet, ihren Hals lang macht und aufbläht. So kann sie dann viertelstundenlang unbeweglich stehen und gleicht eher einem Weidenstumpf als einem Vogel.

Die Nachtschwalben setzen sich nicht, wie andere Vögel, quer auf den Ast, sondern so, daß ihre Längsachse mit der des Astes zusammenfällt. Sie sind also, zumal sie bei ihren kurzen Füßen mit ihrer Unterseite dem Ast fast aufliegen, kaum sichtbar. Im Gange aber schwanken sie eigenartig hin und her, so daß sie täuschend einem windbewegten Aste gleichen.

Hierbei kommt den Vögeln gewöhnlich dann noch unauffällige Farbe zustatten oder vielmehr eine stumpfe, die im Farbengewirr der Umgebung nicht auffällt, oder wie bei den Nachtschwalben der Rinde der von ihnen bewohnten Bäume gleicht. Freilich fallen auch die erdbewohnenden Nachtschwalben, die doch kaum ein abweichendes Färbungsprinzip haben, ebensowenig auf.

Zu diesen Schutzstellungen können wir auch die Gewohnheit der Königsweihe rechnen, sich bei Gefahr tot zu stellen. Sie läßt sich dabei plötzlich wie tot herabfallen, öffnet selbst den Schnabel und steckt die Zunge heraus und bewegt sich auch dann nicht, wenn sie an einem Beine hochgehoben wird.

Auch der Wendehals hat eine Schutzstellung. Er spreizt dabei Flügel und Schwanz, dehnt den Hals zu bedeutender Länge aus und dreht den Kopf mit halbgeschlossenen Augen und gesträubtem Gefieder langsam um sich selbst. Hals und Kopf gleichen dabei vollkommen einer Schlange. Und es liegen tatsächlich Beobachtungen vor, daß sich Räuber dadurch abschrecken ließen.

Ähnlich benimmt sich der Wiedehopf, der sich bei Gefahr auf den Boden wirft, Schwanz und Flügel spreizt, den Schnabel in die Höhe richtet und in dieser Stellung verharret, bis die Gefahr vorüber ist.



Eine ähnliche Schutzstellung nimmt auch der junge *Macropteryx* ein. Das Nest dieses Vogels ist so klein, daß der einzige Nachkomme schon nach wenigen Tagen keinen Platz mehr darin findet. Er setzt sich also, wie es das brütende Weibchen tut, auf den Ast, an dem das Nest befestigt ist, und ruht nur noch mit dem Bauch auf dem Nest. Das Junge wäre also schutzlos allen Feinden preisgegeben. Sobald es nun irgend etwas Verdächtiges bemerkt, kauert es nieder, sträubt die Federn und streckt den Hals senkrecht in die Höhe, eine Stellung, in der es bei seinem unscheinbaren Kleid leicht übersehen wird.

Übrigens scheinen Wiedehopf und Wendehals sehr schutzbedürftig zu sein; denn sie entwickeln während der Brutzeit im Nest einen entsetzlichen Gestank, indem sie die Nester nicht reinigen und eine übelriechende Flüssigkeit der Bürzeldrüse entströmt. Auch dies ist ein Schutzmittel, da die Jungen dieser Vögel von den meisten Raubtieren verschmäht werden.

Bei zahlreichen Seevögeln besteht ein Schutz darin, daß sie Angreifern den übelriechenden, tranigen Inhalt ihres Magens entgegenspeien und sie so von weiterer Verfolgung abschrecken. Denn dies ist meist die einzige Verteidigung der sonst harmlosen Tiere.

**Gesellschaften.** Schon in dem Vorhergehenden war wiederholt die Rede vom Verhalten von Vögeln derselben Art gegeneinander. Es erübrigt hier nur noch, auf größere Gesellschaften einzugehen. Wir hatten schon gesehen, daß sich namentlich Meervögel an bestimmten Orten in großen Massen ansammeln. Es scheint sich hierbei aber lediglich um ein gewisses Geselligkeitsbedürfnis zu handeln; auch günstige Brut- und Futterplätze können die Veranlassung dazu werden. Nichts zeigt aber an, daß hier zwischen den einzelnen Individuen, soweit es sich nicht um Eltern und Kinder handelt, irgendein Zusammenhang besteht. Man lebt lediglich nebeneinander, ohne sich umeinander zu kümmern.

Das ist aber nicht bei allen Vögeln so. Bei den Kibitzen kommt es schon zu einer Art gemeinsamer Verteidigung der Brutplätze. Wenn einer von ihnen Gefahr bemerkt, stößt er schreiend gegen den Feind. Auf den Schrei kommen alle in der Nähe wohnenden Kiebitze zusammen und führen nun schreiend und lärmend Scheinangriffe gegen den gemeinsamen Gegner aus. Wenn sie ihn auch nicht direkt verletzen, so fliegen sie doch sehr nahe an ihn hin. Und sicherlich wird manches Raubtier, das ja überhaupt nicht liebt, Aufsehen zu erregen, dadurch zur Umkehr gezwungen.

Während aber diese Vögel den Feind nur erschrecken, nicht anzugreifen wagen, gehen andere koloniebildende Vögel, wie Möwen, Seeschwalben, Saatkrähen, ihm bei der gemeinsamen Verteidigung mit kräftigen Schnabelhieben zu Leibe.

Wie sich manche Säugetiere zu gemeinsamen Jagden zusammenschließen, so auch manche Vögel, wie die Pelikane. Diese versammeln sich in einer gewissen Ordnung über einer großen Wasserfläche und fischen nun, mehr und mehr zusammenrückend, das Wasser dazwischen aus. Auf schmalen Kanälen sammeln sie sich an beiden Seiten und schwimmen fischend gegeneinander. Ähnliches wird auch vom Schuhschnabel berichtet.

Bei anderen Vögeln kommt es zur Bildung von Herden, die mit den Säugetierherden die größtmögliche Ähnlichkeit haben. Bei den Hühnervögeln scheint gewöhnlich ein alter Hahn die Führung zu übernehmen. Dies wird z. B. angegeben von den Herden der Schakupemba, Truthühner, Perlhühner u. a. Wie genau die Tiere auf das Zeichen des Leithahns achten, mögen zwei Zitate nach B r e h m zeigen. „Gelangt eine Truthahngesellschaft an ein Flußufer, so sammelt sie sich zunächst auf dem höchsten Punkte und verweilt hier manchmal tagelang, gleichsam beratend, ehe sie sich entschließt, überzusetzen. Ein einziges ‚Gluck!‘ des Leithahns gibt das Zeichen, und die Flugreise beginnt.“ Und vom Perlhuhn heißt es: „Ein alter Hahn pflegt der Führer einer Gesellschaft zu sein, die zwischen dem Gestein und im Felswerk gedeckt und verborgen liegt und nur auf das Zeichen ihres Führers wartet, um sich zum Wasser zu begeben. Er steht auf irgendeinem erhöhten Punkte, das behelmte Haupt hochgehoben, ein befiederter Krieger, scheinbar völlig bereit, mit einem jeden um jeden Zoll seiner Felsenheimat zu kämpfen. Aber hiermit ist es ihm keineswegs Ernst, er läßt vielmehr, wenn sich Schritte nahen, zunächst einen Warnruf, dann das Zeichen zum Rückzug hören in Tönen, die das Ohr beleidigen und klingen wie das Quietschen eines ungeschmierten Schubkarrenrades. Jedes Mitglied der versteckten Gesellschaft wiederholt diese schöne Musik, während sich alle zugleich Hals über Kopf durcheinander aus dem Staube machen.“

Hier übernimmt es der Leithahn, gleichzeitig für die Sicherung zu sorgen. Auch zahlreiche andere Vögel stellen Wachen aus, wie die Schopfwachteln. Es braucht aber nicht immer der Leithahn die Wache zu übernehmen, sie kann auch, wie bei den Rebhühnern, von den einzelnen Hühnern abwechselungsweise übernommen werden. Auch können mehrere Wachtposten ausgestellt werden. Von den Aras geben dies zahlreiche Forscher an. „Wenn sie in ein reifes Feld einfallen wollen, so werden rundherum auf den nächsten Bäumen Wachen ausgestellt. . . . Nähert sich der plündernden Gesellschaft ein verdächtiger Gegenstand, so läßt augenblicklich die Wache, die ihn zuerst bemerkt hat, einen leisen Warnungsruf erschallen, den die Räuber, um jener anzuzeigen, daß er gehört worden ist, mit halbunterdrücktem Krächzen beantworten. Sowie die Gefahr dringender wird, fliegt die Wache unter lautem Aufkrächzen von ihrem Posten auf, und mit ihr zugleich er-



hebt sich die plündernde Herde unter wildem Geschrei, um ihr Heil in schleuniger Flucht zu suchen.“

Bei den Flamingos halten die ältesten Wache, so daß es außerordentlich schwer ist, sich ihnen zu nahen. Der Kranich, der ebenfalls Wachen ausstellt, soll sogar so weit gehen, Späher und Kundschafter an einen Ort vorauszusenden, an dem er einmal beunruhigt war.

Bei vielen Vögeln, auch solchen, die nicht in Gesellschaft leben, pflegt doch jedes Individuum, sobald es eine Gefahr erblickt, zu warnen. Und dieser Warnruf wird nicht nur von den eigenen Artgenossen, nicht nur von Vögeln, sondern auch von Säugetieren verstanden. Jedem Jäger bei uns dürfte wohl der Warnruf des Hähers in unangenehmer Erinnerung sein. Auch der Kibitz oder in Afrika der Hornrabe ist ein solcher Warner.

Das Zusammenleben von Vögeln mit anderen als Artgenossen kann natürlich sehr verschieden sein. Gewöhnlich kümmern sich artfremde Vögel nur dann umeinander, wenn sie sich irgendwie hindernd in den Weg kommen. Wir haben auch schon gesehen, daß sich Vögel der verschiedensten Arten beim Wanderzug, auf Nistplätzen zu großen Gesellschaften vereinigen, und an diesen Gesellschaften können selbst Raubvögel teilnehmen, ohne daß sie ihre Beutevögel belästigen.

Eigentümlich ist die Gewohnheit mancher Vögel, sich an artfremde anzuschließen. So finden wir bei uns fast stets im Gefolge der drei Buntspechte Meisen, Goldhähnchen, Baumläufer und Kleiber, deren Anführer der Specht zu sein scheint. Aber der schon an und für sich ungesellige Specht scheint sich um dies Gefolge gar nicht zu kümmern, so daß es eigentlich recht unklar ist, warum ihm jene kleinen Vögel folgen. Marshall meint, er stelle eine Art Standarte dar, um die sie sich bei ihren Streifereien immer sammeln.

Sonst treten natürlich die Raubvögel allen jenen Vögeln, die ihre Beute ausmachen, feindlich gegenüber. Interessanterweise haben einige Raubvögel die Gewohnheit, andere für sich jagen zu lassen und ihnen dann die Beute abzunehmen. So hat ja der Schmarotzermilan seinen Namen davon, daß er anderen Raubvögeln die Beute abjagt. Auch *Stercorarius parasiticus* L., die Schmarotzerraubmöwe, verdankt ihren deutschen wie ihren lateinischen Namen der Angewohnheit, Sturmmöwen, Seeschwalben und Sägern ihre Beute abzunehmen. Noch weit ausgeprägter ist dieser Zug bei der Riesenraubmöwe, die eigentlich nur dann selbst jagt, wenn sie keinen Vogel in der Nähe sieht, den sie berauben kann.

Wo ein Zusammenleben mit anderen Tieren vorkommt, z. B. mit *Sphenodon* (vgl. S. 234), oder wie bei den Prärie-eulen mit Schlangen, Prärie-hunden u. dgl., ist dies wohl ein zufälliges, durch Leben an gleichen Örtlichkeiten bedingtes, ohne daß eines vom anderen allzuviel Notiz nähme. Nur wo

sich Vögel, wie die Strauße, unter große Säugetierherden mischen, entspringt das Verhältnis einem Schutzbedürfnis.

Auch sonst kommt noch ein gewisses Zusammenleben der Vögel mit Säugetieren vor. Kuhreiher, Alpenflüßvogel, Madenhacker u. a. finden sich gern auf lebenden Rindern, Büffeln, Elefanten ein, um die Haut dieser Tiere von allerlei Ungeziefer zu säubern. Sie gehen eben dabei ihrer Nahrung nach und werden von jenen Säugern, die sie so von lästigen Plagegeistern befreien, gern geduldet. Ähnlich ist auch das Verhältnis des Krokodilwächters zum Krokodil. (Vgl. S. 372/373.)

---



# SÄUGETIERE.

Bearbeitet von Dr. Max HILZHEIMER in Stuttgart.

---





# I. Allgemeine anatomisch-physiologische Einleitung.

## 1. Diagnose.

Um die Biologie der Säuger zu schildern, brauchen wir nicht mehr, wie bei den Sauropsiden, eine allgemeine anatomische Einleitung zu geben. Es genügt, nur das von den Reptilien Abweichende zu besprechen.

Wenn wir uns der schon gelegentlich erwähnten Ansicht erinnern, wonach die Reptilien „das Rückgrat aller Landwirbeltiere sind“, so werden wir in ihnen natürlich auch die Vorfahren der Säuger erblicken. Die Säuger selbst sind ursprünglich Landtiere, und so erklären sich ihre Abweichungen vom Bau der Reptilien einfach als noch weitgehendere Anpassungen an das Landleben, vermöge deren es ihnen möglich war, sich so hoch über die Reptilien zu erheben.

Die unterscheidenden, zugleich allen Säugetieren gemeinsamen Merkmale entnehmen wir am besten einer Diagnose, wie sie etwa M a x W e b e r in seinem schönen Buch „Die Säugetiere“, S. 301/302 gibt.

„Es sind durch Lungen atmende, amniote, homöotherme Wirbeltiere mit einer Allantois. Ihre Haut trägt wenigstens fötal Haare, hat stets Hautmuskeln, meist treten acinöse und tubulöse Hautdrüsen auf und das Junge wird stets mit dem Sekret von Hautdrüsen (Milchdrüsen) ernährt. Das Hinterhaupt hat einen doppelten Condylus, der mit dem Atlas artikuliert. Beide zusammen drehen auf dem Epistropheus, mit dessen Körper der Körper des Atlas verwachsen ist. Die Wirbelkörper und langen Extremitätenknochen haben endständige Epiphysen. Der Unterkiefer, der jederseits nur aus einem zähnetragenden Stück besteht, artikuliert durch einen konvexen Condylus direkt mit dem Schädel (Squamosum). Das Trommelfell ist im Tympanicum ausgespannt: drei Gehörknöchelchen sind vorhanden, desgleichen ein knorpeliges äußeres Ohr, das sich teilweise vom Hyoidbogen herleitet. Der Jochbogen ist ein squamoso-maxillarer. Die Zähne, die auf das Maxillare, Intermaxillare und die Mandibula beschränkt sind und stets in Alveolen sitzen, funktionieren höchstens in zwei nach-

folgenden Dentitionen. Das Blut enthält kernlose, meist zirkuläre, seltener ovale rote Blutzellen: aus dem quadrilokulären Herzen, das rechts eine sehnige Atrio-Ventrikularklappe hat, entspringt ein linker Aortabogen, der sich über den linken Bronchus hinwegbeugt. Das Knorpelgerüst des Kehlkopfs, dessen Eingang von der Epiglottis überdeckt werden kann, wird durch die Cartilago thyreoides vervollständigt. Ein vollständiges Zwerchfell scheidet Brust- und Bauchhöhle. Das Gehirn hat umfangreiche Großhirnhemisphären, die durch eine vordere Kommissur, meist auch durch das Corpus callosum verbunden sind; stets ist eine Fissura hippocampi vorhanden und ein Riechhirn gesondert, dessen vordere Lobi olfactorii, der durchlöcherten Siebplatte aufliegend, durch diese zahlreiche Fila olfactoria direkt in die Nasenhöhle senden. Ausschließlich die bleibende Niere funktioniert nach der Geburt; eine Harnblase ist stets vorhanden. Stets wird das Sperma, meist auch der Urin durch den Penis geführt. Sie sind ovipar

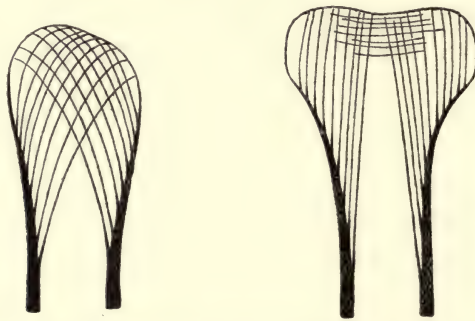


Fig. 386. Schemata für die Spongiosa-Architektur bei einseitiger und bei doppelseitiger Belastung. (Nach Ellenberger und Baum.)

oder vivipar; im letzteren Falle durchläuft der Embryo wenigstens einen Teil seiner Entwicklung im Uterus der Mutter, mit welchem er meist durch Fruchthüllen mehr oder weniger innig verbunden ist.“

Diese Diagnose gibt uns die Eigenschaften an, die allen Säugetieren gemeinsam zukommen, mögen sie auch im einzelnen so vielgestaltig wie möglich sein. Sie könnte also gewissermaßen auch als Diagnose eines Ursäugetieres gelten, von dem alle übrigen Säuger abzuleiten wären. Als weiteres Charakteristikum dieses Ursäugers wäre der Beschreibung noch hinzuzufügen: Die Körpergröße war gering, im Kiefer des langgestreckten Schädels, dessen Hirnhöhle klein war, steckten zahlreiche Zähne, die aber wohl schon in Schneidezähne, Eckzähne und Backenzähne differenziert waren. Die letzteren werden allerdings noch ziemlich gleichartig gewesen sein. Die fünfzehige Extremität trat mit der ganzen Sohle auf (plantigrad) und war vollständig als Stütze unter den Leib gelagert. Dies ist nämlich ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Reptilien. Betrachten wir



eine Eidechse von oben, so sehen wir die Extremitäten seitlich am Körper hervorragen. Wir sehen den ganzen Oberarm bzw. Oberschenkel, der im Winkel annähernd horizontal vom Leib absteht, daran schließt sich als Verlängerung in derselben horizontalen Ebene Unterarm bzw. Unterschenkel und Hand bzw. Fuß. Ganz anders beim Säugetier, wo die ganze Extremität vertikal aufgebaut ist, so daß sie ganz unter dem Leib und jeder distale Abschnitt senkrecht unter dem dem Körper näherliegenden liegt. Daher ist von oben nicht viel von der Extremität der Säuger zu sehen, wenn nicht besondere Verhältnisse Ausnahmen bedingen.

Dieser Belastung entsprechend sind auch die langen Knochen der Extremitäten gebaut. Es sind Zylinder, „Röhrenknochen“, deren Hohlräume

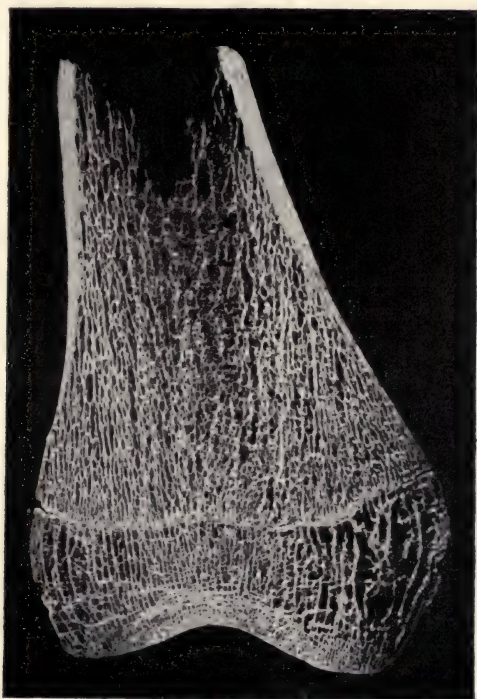


Fig. 387. Frontalschliff vom distalen Femurende des Menschen.  
(Nach Spalteholz aus Eilenberger und Baum.)

mit dem Knochenmark ausgefüllt sind. Nur an beiden Enden sind sie mit schwammiger Knochensubstanz, der „Spongiosa“, erfüllt, welche sich nach den Gesetzen der Statik und Mechanik (Eichbaum, Zschokke, Schmidt u. a.) in der Richtung des maximalen Zuges und Druckes („Zug- und Drucklinien“) (vgl. Fig. 386 u. 387) ordnen.

Die Zahl der Halswirbel unseres Ursäugers war auf sieben beschränkt, während die Zahl der Rücken- und Schwanzwirbel eine sehr hohe war und wohl alle Rückenwirbel Rippen trugen, etwa wie heute noch beim Schnabel-

tier. Die Lebensweise war eine nächtliche und die Nahrung bestand in Insekten.

Ein Tier, das so aussieht, gibt es unter den heutigen Säugern nicht mehr und es ist fraglich, ob es jemals ein solches gegeben hat. Aber rein theoretisch müßte der Stammvater der Säuger so ausgesehen haben, wenn wir einmal eine einheitliche Abstammung aller Säuger annehmen wollen. Gewisse primitive Tiere mancher Säugerordnungen haben mit ihm noch eine mehr oder weniger große Ähnlichkeit, und es mag zur Förderung unserer Vorstellungskraft dienen, wenn wir an sie erinnern. Es sind das beispielsweise unter den Beuteltieren die Opossums, die Spitzmäuse unter den Insektivoren, die Schleichkatzen bei den Raubtieren und die Lemuroiden unter den Halbaffen; aber auch diese Tiere sind schon mehr oder weniger durch Anpassung an bestimmte Lebensweise verändert.

Beginnen wir nun, uns die einzelnen in der Diagnose erwähnten Teile etwas näher anzusehen.

## 2. Skelett.

**Wirbelsäule.** Die Wirbelsäule unterscheidet sich von der der Sauropsiden durch das Fehlen der Gelenke zwischen den Wirbelkörpern. Dafür finden sich zwischen ihnen die gelatinös-knorpeligen Intervertebralscheiben, welche die Wirbelsäule zu einem allseitig biegsamen Stab machen. Die Form der Wirbel stimmt im allgemeinen mit der der Reptilienwirbel überein und mag aus beistehender Abbildung (s. Fig. 388) entnommen werden. Auch hier haben wir eine gelenkige Verbindung des vorderen Gelenkfortsatzes und -wirbels (Praezygapophyse) mit dem hinteren (Postzygapophyse) des vorhergehenden.

Verwachsungen einzelner Wirbel kommen vor. Bei den Cetaceen können schließlich sämtliche Halswirbel (Hyperoodon, Balaena) verschmelzen. Auch mit dem Sakrum können zahlreiche Wirbel, bis zu dreizehn (Tolypteutes, Priodontes), Verbindungen eingehen. Als Unikum sei erwähnt, daß bei Glyptodon, in Anpassung an den Hautpanzer, sämtliche Rumpfwirbel miteinander verschmelzen mit Ausnahme der zwei ersten Rückenwirbel, die ihrerseits untereinander und mit dem ersten Halswirbel verwachsen sind und so die einzige gelenkige Verbindung der Wirbelsäule mit den gleichfalls untereinander verwachsenen ersten sechs Halswirbeln herstellen (s. Fig. 432).

Neben den normalen Verbindungen der Wirbel, die, wie bei den Sauropsiden, durch die Gelenkfortsätze hergestellt werden, den nomarthralen Gelenkverbindungen, besitzen die danach genannten Xenarthra noch andere „xenarthrale“ Verbindungen (s. Fig. 431) durch besondere nach vorn (Metapophyse) oder nach hinten (Anapophyse) gerichtete Fortsätze.



Die einzelnen Regionen der Wirbelsäule lassen sich natürlich auch bei den Säugetieren erkennen, doch zeigt sich bei ihnen im allgemeinen eine Abnahme der Wirbelzahl mit zunehmender Organisationshöhe.

Die Zahl der Halswirbel beträgt sieben. Und wo der Hals stark verlängert ist, wie bei der Giraffe, kann diese Verlängerung nur durch Streckung der einzelnen Wirbel, nicht aber durch Vermehrung ihrer Anzahl erreicht werden. Nur bei *Bradypus* findet eine Vermehrung auf acht bis zehn, bei *Trichechus* und *Choloepus hoffmanni* eine Verminderung auf sechs statt. Die Halswirbel sind meist charakterisiert dadurch, daß der Querfortsatz von der Arteria vertebralis durchbohrt ist. Dies so gebildete Foramen transversarium fehlt aber meist dem 7. Halswirbel, auch fehlt es den Halswirbeln der Tylopoden, *Macrauchenia* und *Myrmecophaga*.

Da auch hier, wie bei den Sauropsiden, der Körper des ersten Halswirbels zum Zahnfortsatz des zweiten wird, so bleibt entweder der Atlas in seltenen Fällen ventral offen (einige Beuteltiere, wie *Macropus*, *Phalanger* u. a.),

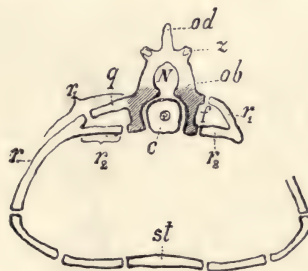


Fig. 388. Schema eines Rückenwirbels (links) bzw. Halswirbels (rechts) eines Reptils.  
(Nach Döderlein.)

c Wirbelzentrum; f Foramen transversarium; ob oberer Bogen; od Dornfortsatz; r Rippe; r<sub>1</sub> oberer, r<sub>2</sub> unterer Rippenfortsatz; q Querfortsatz; st Sternum; z Zygapophyse; N Rückenmarkskanal. Die schraffierten Teile der oberen Bögen verwachsen mit dem Zentrum zum Wirbel. Der Unterschied eines Säugetierwirbels besteht nur darin, daß rechts r<sub>1</sub> und r<sub>2</sub> fest mit oberen Bögen verwachsen, f also vollkommen umrandet wäre.

oder es entsteht hier eine selbständige Ossifikation (*Thylacinus*) oder es wird schließlich von den oberen Bögen ein besonderes Schlußstück gebildet (*Perameles* und *Didelphys* unter den Marsupialiern, sowie alle anderen Säuger).

Über die Zahl der Brust- und Lendenwirbel haben besonders G i e b e l, Flower und Stromer v. Reichenbach eingehende Untersuchungen angestellt. Die Zahl der Brustwirbel liegt meist zwischen 12 und 15, kann aber bis auf 9 (*Hyperoodon*, *Tatusia*) fallen und bis auf 24 (*Choloepus*) steigen. Die Zahl der Lendenwirbel liegt zwischen 2 und 9. Während aber die Zahl der Rumpfwirbel konstant ist, ist ihre Verteilung als Brust- und Lendenwirbel individuell variabel; kann es doch vorkommen, daß am selben Tier ein Wirbel auf der einen Seite eine bewegliche Rippe trägt, also den Charakter eines Brustwirbels zeigt, während auf der anderen

Seite aus der Rippe ein fester Seitenfortsatz geworden ist, der Wirbel also als Lumbalwirbel ausgebildet ist.

Im allgemeinen kann man sagen, daß eine hohe Zahl von Brustwirbeln ein primitives Stadium darstellt.

Das Sakrum besteht mindestens aus zwei Wirbeln mit Ausnahme der Cetaceen, wo Darmbeine, also auch Sakralwirbel, fehlen. Mit diesen echten Sakralwirbeln können sich noch andere synostotisch verbinden, so daß das Sakrum bis zu 13 Wirbel umfassen kann (Tolypeutes, Priodontes). Die hohe Zahl der Sakralwirbel scheint mit grabender Lebensweise zusammenzuhängen; große Inanspruchnahme der hinteren Extremität allein erfordert sie nicht; denn die auf den Hinterbeinen hüpfenden Känguruhs haben nur zwei, der grabende Wombat aber fünf Sakralwirbel.

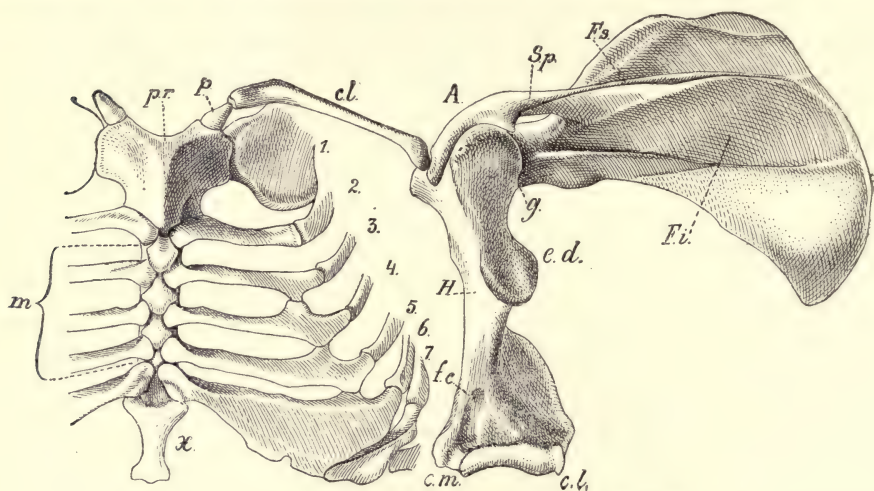


Fig. 389. Brustbein und Schultergürtel von Tatusia. (Nach Weber.)

*Pr* Prästernum (Manubrium sterni); *m* Mesosternum; *X* Xiphisternum; 1–7 erste bis siebente Rippe, die mit verknöchertem sternalen Teil (Ossa sternocostalia) mit dem Sternum artikulieren; *P* Präclavium; *cl* Clavicula. Das Schulterblatt ist nach auswärts gedreht mit *A* Akromion; *Sp* Spina scapulae; *Fs* Fossa supraspinata; *Fi* Fossa infraspinata; *g* Gelenk zwischen Humerus (*H*) und Cavitatis glenoidea scapulae; *ed* Eminentia deltoidea; *cm* Condylus medialis; *cl* Condylus lateralis; *fc* Foramen entepicondylideum.

Daß auch sonst die Anordnung und Stellung der Rumpfwirbel wichtige Beziehungen zur Lebensweise der Tiere haben, ist ohne weiteres klar. Leider aber sind wir über die „Eigenform“ der Wirbelsäule noch höchst ungenügend unterrichtet, und H. Virchows nach dieser Seite geführte Untersuchungen stehen noch am Anfang.

Die Dornfortsätze der Rumpfwirbel pflegen im vorderen Teile nach hinten, im hinteren nach vorne gerichtet zu sein. Der Übergang ist meist ein plötzlicher im „antiklinischen Wirbel“. Ein solcher kann fehlen, wenn alle Dornfortsätze nach hinten gerichtet sind (Nashorn; H. Virchow).

Die Bedeutung der antiklinen Region liegt, wie Stromer v. Reichen-



bach ausführte, darin, daß bis hierher die ventralen Lendenmuskeln (*Musculus psoas*) von hinten und die Spinalmuskeln von vorn reichen, daß sich hier also der Muskelzug aufhebt.

Am variabelsten ist natürlich die Zahl der Schwanzwirbel; sie schwankt zwischen 3 (*Hylobates*) und 47 (*Microgale longicaudata*) und 49 (*Manis macrura*).

**Extremitäten und Extremitätengürtel.** Weitgehende Änderungen gegen die Saurier finden nur am Schultergürtel (s. Fig. 389) statt. Den Zustand, wie wir ihn bei den Reptilien kennen lernten, treffen wir unter den Säugern nur noch bei den Monotremen. Bei den übrigen Säugern wird das Coracoid zum *Processus coracoideus* (s. Fig. 389 A) des Schulterblattes reduziert, der die Gelenkhöhle verschieden weit überragt. Damit verliert auch das Episternum seine Bedeutung; es schwindet gleichfalls und die Clavicula legt sich an den vorderen, als Prästernum oder Manubrium sterni genannten Teil des Brustbeins, dessen letzter Abschnitt *Xiphisternum* heißt. Übrigens kann auch die Clavicula in verschiedenen Graden rudimentär werden. Der Beckengürtel weicht in seinen primitivsten Verhältnissen von dem bei den Reptilien festgestellten Grundtypus nicht ab. Dasselbe gilt auch für die freie Extremität, nur daß hier *Carpale*<sup>1)</sup> IV und V einerseits und *Tarsale*<sup>1)</sup> IV und V andererseits niemals mehr bei Erwachsenen getrennt erscheinen, sondern stets zu einem Knochen verschmolzen sind. Die bedeutenden Veränderungen, die diese Teile durchmachen, zeigen sich als Anpassungen an bestimmte Lebensweise und werden dort besprochen werden.

Schädel. Ein wichtiger Punkt der Säugetierdiagnose betrifft die Dicondylie. Man hat aus dem Vorhandensein von zwei Condylen bei den

<sup>1)</sup> Da bei den Knochen von Carpus und Tarsus verschiedene Ausdrücke gebräuchlich sind, gebe ich hier eine Zusammenstellung derselben:

1. Carpus.		2. Tarsus.	
Proximale Reihe.		Proximale Reihe.	
Radiale	= Scaphoid, Naviculare,	(Tibiale rudimentär oder mit Centrale verschmolzen.)	
Intermedium	= Lunatum, Semilunare,	Intermedium	= Astragalus, Talus,
Ulnare	= Triquetrum, Cuneiforme, Pyramidale.	Fibulare	= Calcaneus.
Centrale = Intermedium.		Centrale (u. Tibiale) = Naviculare, Scaphoid.	
Distale Reihe.		Distale Reihe.	
Carpale I = Trapezium, Multangulum majus,		Tarsale I = Cuneiforme I, Entocuneiforme,	
„ II = Trapezoid, Multangulum minus,		„ II = „ II, Mesocuneiforme,	
„ III = Capitatum, Magnum,		„ III = „ III, Ectocuneiforme,	
„ IV und V = Hamatum, Uncinatum, Unciforme.		„ IV und V = Cuboid.	

Dazu kommt noch, am Ulnare ansetzend, das Pisiforme.

Säugetern gegenüber dem einen Condylus der Reptilien (Monocondylie) einen grundlegenden Unterschied machen wollen, der jedoch in dieser scharfen Form nicht existiert. Es handelt sich dabei nur um graduelle Differenzen. Die Verbindung des Schädels mit dem Atlas kann nämlich bei den Reptilien entweder nur durch das Basioccipitale gebildet werden, oder es nehmen auch die Exoccipitalia daran teil. In diesem Fall ist der Condylus dreiteilig. Tritt nun die mittlere Partie zurück, wie bei *Cynognathus*, so haben wir eine Dicondylie, wie sie vielen Säugetern zukommt. Umgekehrt ist, wie *G a u p p* zeigte, *Echidna* ein monocondyles Säugetier, dessen einer Condylus von hinten her tief eingeschnitten ist und sich so eng an die mit nierenförmigem Condylus versehenen Reptilien (Rhynchocephalen, Saurier) anschließt. Daß aus diesem Condylus bifidus der Condylus duplex durch Reduktion des basioccipitalen Teiles hervorgegangen ist, läßt sich einmal aus der Entwicklungsgeschichte von *Talpa* nachweisen, wo embryonal noch ein einheitlicher halbkreisförmiger Condylus besteht<sup>1)</sup>. Dann lassen sich aber auch bei den erwachsenen Säugetieren in verschiedenen Ordnungen verschiedene Stadien der Reduktion zeigen. So finden wir bei den Musteliden alle Übergänge vom einheitlichen, median zusammenhängenden Condylus bis zu solchen, die nur auf die Exoccipitalia beschränkt sind.

Daraus, daß sich keine einheitliche Reduktionsreihe durch die ganze Klasse der Säugetiere feststellen läßt, folgt, daß die Dicondylie von verschiedenen Abteilungen selbständig erworben ist. Ihr Zweck ist, dem Kopfe eine größere Bewegungsmöglichkeit zu schaffen, denn durch die Verteilung der Condyli auf die Exoccipitalia wurden sie Teile eines größeren Kugelabschnitts, als es der Monocondylus der Reptilien sein konnte.

Merkwürdigerweise zerfällt die Kopfgelenkhöhle bei einer Anzahl Säuger in mehrere Höhlen (s. Fig. 390). *G a u p p* zeigte, daß sich noch bei *Echidna* eine einheitliche Kopfgelenkhöhle finde, die vorn vom Schädel, hinten vom Epistropheus und ringsherum vom Atlas begrenzt werde, und daß dieser „monocöle“ Typus ein primitiver sei, der in gleicher Ausbildung auch den Reptilien zukomme. Er findet sich auch noch mit geringer Veränderung bei einer ganzen Anzahl von Säugern, wie *Macropus*, *Petrogale*, *Erinaceus*, *Canis*, *Felis*, *Pteropus*, *Lemur* und *Stenops*. Bei anderen Säugetieren findet eine Zerlegung dieser einen Höhle statt, indem zunächst das atlanto-occipitale Gelenk vom atlanto-epistrophalen getrennt wird (dicöler Typus, Rind), dann kann die vordere in zwei Höhlen zerlegt werden (tricöler Typus, Schwein, Pferd). So können schließlich fünf Höhlen (pentacöler Typus, *Bradypus*, *Homo*) entstehen. Daß die Ausbildung dieser Höhlen und der Scheidewände dazwischen den Zweck der Einschränkung

<sup>1)</sup> *F i s c h e r*, E., Das Primordialkranium von *Talpa europaea*. Meckel & Bonnet, Anatomische Hefte 1900.



der Beweglichkeit besitzt, glaubt Gaupp daraus erschließen zu können, daß Carnivoren und Insektivoren, deren Kopf beim Ergreifen und Bewältigen der Beute sehr beweglich sein muß, nur eine Höhle besitzen, während Bradypus und Homo, die doch sicher nicht näher verwandt sind, fünf Höhlen haben. Beide führen eben, die Faultiere, ihre aus Blättern und Früchten bestehende Nahrung mit der vorderen Extremität zum Munde. Aber ich kann mich dieser Ansicht nicht ohne weiteres anschließen. Gerade Bradypus zeigt die weitgehendste Drehbarkeit, die der Kopf überhaupt bei einem Säugetier besitzt, und hat sie bei der fixierten hängenden Stellung auch nötig. Das Tier kann wie der Vogel sein Gesicht geradezu bis zum Nacken herumdrehen. Um diese außerordentliche Beweglichkeit zu erreichen, wurden ja bei ihm die vordersten Rippen rückgebildet und somit die beiden ersten Brustwirbel noch in die Halswirbelsäule einbezogen, die nun aus 9 Wirbeln besteht. Das ist der beste Beweis dafür, daß Bradypus keiner Einschränkung, sondern einer Erhöhung der Beweglichkeit des Kopfes bedurfte.

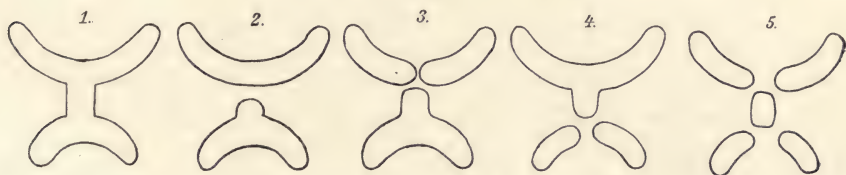


Fig. 390. Schematische Darstellung des Verhaltens der Kopf Gelenke bei verschiedenen Säugern. 1. Monocöler Typus. 2. Dicöler Typus. 3. Tricöler Typus a. 4. Tricöler Typus b. 5. Pentacöler Typus. (Nach Gaupp.)

Ein fernerer, prinzipiell unterscheidendes Merkmal der Säuger hat man im Unterkiefergelenk zu finden gemeint. Der Unterkiefer besteht nämlich bei ihnen nur aus einem einzigen zahntragenden Stück, das dem Dentale der Reptilien entspricht. Die hinteren Knochen des Reptilienunterkiefers, das Angulare und das Artikulare, wurden durch den Annulus tympanicus (Tympanicum), über dessen Herkunft die Ansichten noch auseinandergehen, gewissermaßen vom Unterkiefer abgequetscht, und kamen zusammen mit dem ihn ursprünglich tragenden Quadratum in die Trommelhöhle. Hier bilden Angulare + Articulare den Hammer (maleus), das Quadratum den Amboß (incus), während die alte Columella zum Steigbügel (stapes) wurde. So finden wir also bei den Säugetieren als wichtigsten Unterschied gegen die Sauropsiden drei Gehörknöchelchen anstatt eines. Da so das alte quadrato-articulare Gelenk nicht mehr zur Bewegung des Unterkiefers dienen konnte, so mußte sich zwischen diesem und dem Schädel ein neues bilden, und zwar zwischen Dentale und Squamosum. Ebenso wenig wie das Unterkiefergelenk kann natürlich auch das Trommelfell der Säuger dem der Reptilien homolog sein. Liegt es doch nach außen vom Hammer, also vom Angulare,

während es bei den Non-Mammalia der Columella aufliegt, sich also einwärts vom Quadratum befindet.

Es liegt aber eine Schwierigkeit in dieser zunächst hauptsächlich auf embryologische Befunde aufgebauten Meinung, „daß bei einem lebenden Organismus, der kauen und hören mußte und ein Quadrato-Articulargelenk hatte, eben dieses Quadratum und Articulare in die Trommelhöhle schlüpfte, sich mit den Stapes verband, neue Beziehungen zum Trommelfell gewann, während inzwischen ein neues Kiefergelenk entstand“. Und so haben sich gerade eine Anzahl Paläontologen dieser Ansicht nicht angeschlossen, und neuerdings hat auch Fuchs embryologisches Material beigebracht, das für eine Gleichstellung des Unterkiefergelenkes der Säuger mit dem der übrigen

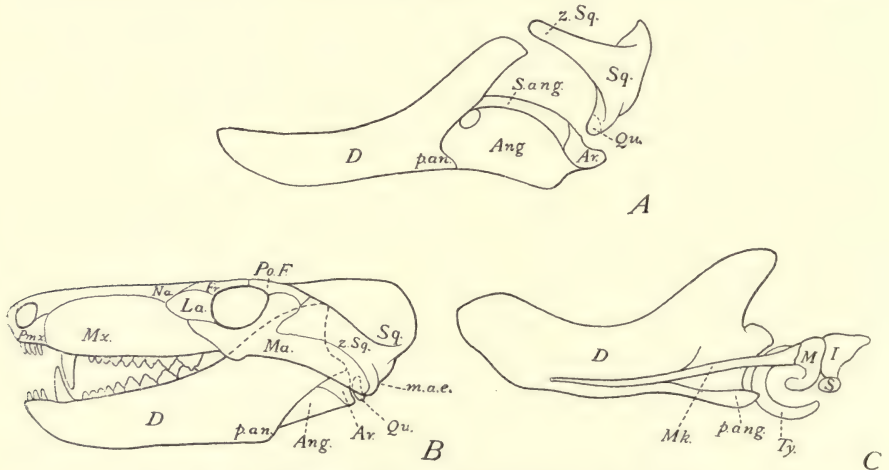


Fig. 391. Umbildung des Unterkiefergelenkes nach Broom.

Fig. A, *Lycosuchus wanderietti*; Fig. B, *Cynognathus platyceps*; Fig. C, Foetus von *Macropus*; D Dentale; Mk. Meckelscher Knorpel; p. ang. Processus angularis; Ty. Tympanicum; M Malleus; I Incus; S Stapes; Sq. Squamosum; z. Sq. Fortsatz des Squamosum; Qu. Quadratum; Ar. Articulare.

Wirbeltiere zu sprechen scheint. Die Gehörknöchelchen wären danach höchstens abgesprengte Teile des Unterkiefers.

Aber es scheint doch, daß die Paläontologie genügend Material für eine mögliche Erklärung einer Umwandlung des Unterkiefergelenkes bietet. Unter den Theromoren, von denen wir doch die Säugetiere ableiten müssen, ist bei *Cynognathus* Articulare und Quadratum so verkürzt, daß das Dentale dem Squamosum stark genähert wird (s. Fig. 391 B). Denken wir uns den Reduktionsprozeß von Articulare und Quadratum noch weiter vorge-schritten, so muß ein Zustand eintreten, wo das Dentale das Squamosum berührt; damit ist die Möglichkeit einer Gelenkbildung zwischen beiden gegeben. Es kann nun ein einheitliches Unterkiefergelenk gebildet werden, das aus vier Knochen, nämlich dem Dentale, Squamosum, Articulare und Quadratum, gebildet wird. Nunmehr ist die Möglichkeit gegeben, daß



der vordere Teil dieses Gelenkes, welcher eben aus Dentale und Squamosum besteht, allein die Bewegung des Unterkiefers übernimmt, und der hintere Teil mit Articulare und Quadratum ist für andere Zwecke frei geworden.

Zwei weitere Veränderungen des Säugetierschädels hängen mit der größeren Entwicklung des Gehirns zusammen. Bei den Sauropsiden sind die Augen nur durch eine schmale knöcherne Scheidewand (Septum interorbitale) voneinander getrennt. Diese Schädel mit schmaler Basis werden deshalb tropibasisch (G a u p p) genannt. Bei den Säugern dagegen dringt das Hirn infolge seiner größeren Ausdehnung zwischen die Augen, diese werden seitwärts auseinandergedrängt, der Schädel erhält dadurch eine breite Basis, er wird homalobasisch (G a u p p). Doch ist dieser Schädeltypus, wie G a u p p gezeigt hat, nicht dem platybasischen der Amphibien, sondern dem tropibasischen der Reptilien zuzustellen. Die Ursache dieser Veränderung liegt in der gewaltigen Entfaltung des Geruchsapparates, wodurch die Hirnhöhle nach vorn, die Geruchskapsel nach hinten ausgedehnt wurden.

Die Vergrößerung des Gehirns wurde auch Ursache zu einer Verlagerung des Gehörorgans, wofür die basale Lage der Ohrkapseln und die Lage des Trommelfells ein guter Maßstab ist, bei Sauropsiden liegt es oberhalb, bei den Säugern unterhalb des Kiefergelenkes. Und als fernerer neuer Erwerb des Gehörorgans ist außer den schon erwähnten drei Gehörknöchelchen noch der lange äußere, verknöcherte Gehörgang und die knorpelige Ohrmuschel anzusehen. Sonst weist es gegenüber den Sauropsiden keine prinzipiellen Veränderungen auf, weshalb ich mich mit dem Hinweis auf beistehende Fig. 412 begnügen kann. Besonders sei dabei auf die starke Entwicklung und Aufrollung des vom Sacculus ausgehenden Blindsackes hingewiesen, der hier mit Recht den Namen „Schnecke“ führt. Die Vergrößerung in der Ohrgegend wurde wohl auch die Ursache, daß die von den Sauropsiden her bekannten Knochen allein nicht mehr zum Schutze des Gehirns ausreichten, so daß zwischen den Occipitalia und Parietalia weitere Knochen eingeschoben werden mußten. Es sind dies die Periotica, bestehend aus Petrosus (Felsenbein) und Mastoideum (Warzenbein). Diese beiden verschmelzen frühzeitig, ihnen kann sich das Tympanicum und Squamosum anschließen. Und aus ihrer Vereinigung entsteht beim Menschen das Schläfenbein (Temporale).

Eine weitere Folge der Vergrößerung des Hirns ist das Emporheben der Hirndecke über die Ebene der Gesichtsschädeldecke, wodurch zunächst ein Stirnabsatz (der auch bei den Vögeln schon vorhanden sein kann) gebildet wird. Bei weiterem Fortschritt wird der Gesichtsschädel immer tiefer gelagert und kommt beim Menschen schließlich ganz unter den Hirnschädel zu liegen.

Als weitere wichtige Eigentümlichkeit (s. Fig. 392) des Säugetierschädels haben wir den Jochbogen zu erwähnen, der stets ein oberer ist und sich vom Squamosum zum Maxillare erstreckt. Er wird in normalen Fällen gebildet von einem Fortsatz des Squamosum, dem Processus zygomaticus, und einem besonderen Knochen, dem Jugale, der die Verbindung mit dem Oberkiefer herstellt<sup>1)</sup>. Dieser Bogen fehlt selten (*Centetes*, *Sorex*) ganz, ist in einigen Fällen unvollständig, indem das Jugale das Squamosum nicht erreicht (*Manis*, *Bradypus*, *Choloepus*, viele *Gravigrada*), und wird bei den Mono-

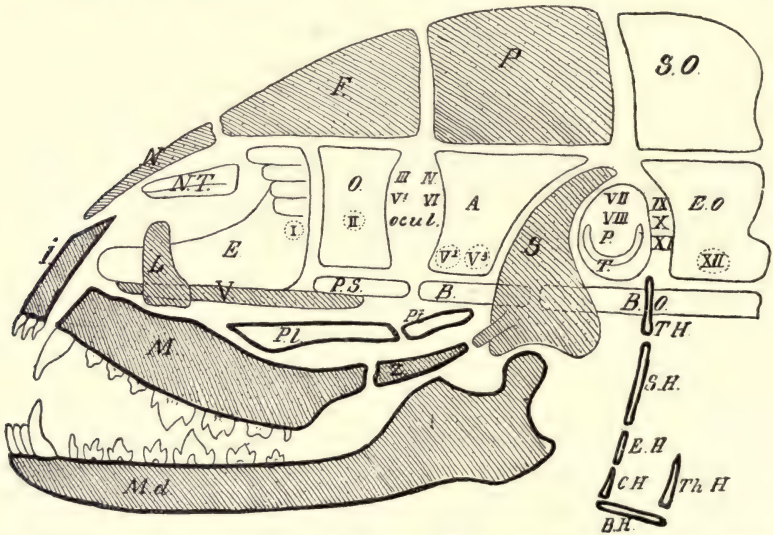


Fig. 392. Schematische Darstellung der Komponenten des Kopfes und Zungenbeins eines Säugetiers mit Andeutung der Austrittsstellen der Kopfnerven I—XII. Die Deckknochen sind gestrichelt, die knorrig präformierten weiß gehalten. Dicke Umrahmung zeigt die Skeletteile an, die dem Viszeralskelett angehören. (Nach Weber.)

A Alisphenoid; B Basisphenoid; B. O. Basioccipitale; E Ethmoid; E. O. Exoccipitale; F Frontale; I Intermaxillare; L Lacrymale; M Maxillare; Md. Mandibula; N Nasale; N. T. Nasoturbinale; O Orbitosphenoid; P Parietale; P. neben T Petrosum; Pl. Palatinum; P. S. Praesphenoid; Pt. Pterygoid; S Squamosum; S. O. Supraoccipitale; T Tympanicum; V Vomer; Z Jugale. Zungenbein mit B. H. Basihyale aus dem vorderen Horn, bestehend aus C. H. Hypohyale (Ceratohyale); E. H. Ceratohyale (Epihyale); S. H. Stylhyale; T. H. Tympanohyale aus dem hinteren Horn Th. H. Thyhyale; ocul. Auge.

tremen, wo ein Jugale fehlt, allein durch den Processus zygomaticus gebildet.

Verwachsungen einzelner Knochen am Schädel kommen vor, sie sind aber weder so konstant, noch nehmen sie solchen Umfang an, wie bei den Vögeln. Gewöhnlich stehen sie im Zusammenhang mit besonderen Leistungen, wie etwa bei den horntragenden Cavicorniern, wo die Parietalia

<sup>1)</sup> So bedeutend auch der Unterschied in der Jochbogenbildung gegen die höheren Reptilien erscheint, wo, wie bei den Krokodilen, Jugale und Squamosum überhaupt nicht in Berührung kommen, so unbedeutend wird er, wenn wir *Sphenodon* betrachten, wo das Squamosum durch einen Fortsatz an das Jugale herantritt. Es lassen sich also ungezwungen beide von demselben stegalen Typus ableiten.



miteinander und mit dem Interparietale, einem den Säugern eigentümlichen Knochen zwischen Parietalia und Supraoccipitale, verschmelzen. Selten nur verschmelzen sämtliche Knochen des Schädeldaches, wie bei den Faultieren oder alten Exemplaren von *Tajacu*. Regelmäßig verwachsen sind jedoch die beiden Keilbeine mit den sie seitlich begleitenden Knochen, das Basisphenoid mit den Alisphenoidea zum hinteren, das Präsphenooid mit den Orbitosphenoidea zum vorderen Keilbein. Beide Keilbeine verwachsen bei den Menschen zu einem einheitlichen Knochen. Und in der Nasengegend sind stets die Ethmoidea zu einem einheitlichen Knochen, dem Ethmoid, miteinander verschmolzen.

Alle diese einzelnen Knochen, welche den Säugetierschädel zusammensetzen, und ihre gegenseitige Lagebeziehung kommen in der Fig. 392 gut zum Ausdruck. Nicht zu erkennen ist daran jedoch ein bisher noch nicht erwähntes Charakteristikum des Säugetierschädels, das ist das Fehlen des dorsalen Fortsatzes des Zwischenkiefers. Bei den Sauropsiden tritt zwischen den Nasenlöchern hindurch, diese trennend, die Prämaxille mit dem Nasenbein in Verbindung. Bei den Säugetieren (und Schildkröten, wo die Nasalia fehlen) fehlt dieser Fortsatz, mit Ausnahme des *Grypotherium*. Dieser Fortfall macht es möglich, daß sich die vordere Kuppel des knorpeligen Nasenskelettes freier zu entfalten vermochte und so Veranlassung wurde zur Bildung der äußeren Nase, einem wichtigen Charakter des Säugetierkopfes.

Beweglich sind nur die Ohrknöchelchen und der Unterkiefer. Ein harter Gaumen ist stets vorhanden.

### 3. Verdauungstraktus.

**Gebiß.** Die Unterschiede am Gebiß den Reptilien gegenüber sind mehr gradueller Art und können sogar durch sekundäre Reduktionen schwinden. Als typisch für die Säugetiere müssen wir wohl ein diphyodontes, heterodontes Gebiß ansehen, d. h. ein solches, in dem zwei Generationen von Zähnen sich ablösen (das Milchgebiß und das bleibende Gebiß) und dessen Komponenten verschieden gestaltet sind.

Die Zähne sitzen, wie wir dies schon bei den Krokodilen als thekodont kennen gelernt hatten, stets in Alveolen, und zwar nur im Zwischen-, Ober- und Unterkiefer. Ihr unterer, mit Zement bekleideter Teil heißt Wurzel, der über das Zahnfleisch hinausragende, meist mit Schmelz bedeckte Krone. Diese Wurzelzähne haben einen abgeschlossenen Wuchs, doch gibt es auch wurzellose, die fortwährend wachsen, und als Übergänge zwischen beiden solche, die verschieden spät ihr Wachstum abschließen. Den wurzellosen Zähnen kann der Schmelz ganz oder teilweise fehlen; so ist er bei den Stoßzähnen der Elefanten an der Spitze als Kuppe, die bald abgerieben wird, bei vielen Nagern nur an der Vorderfläche der Nagezähne entwickelt. Aus-

nahmsweise kann der Schmelz auch Wurzelzähnen fehlen (*Orycteropus*, *Cetaceen*).

Die beschränkte Zahl der Zähne und die verschiedene Inanspruchnahme durch die Kaubewegung infolge ihrer verschiedenen Stellung im Kiefer ist wohl die Ursache der Heterodontie des Säugergebisses. Wo die Kaubewegung schwindet und alle Zähne nur dem Ergreifen der Nahrung dienen, tritt sekundär wieder Gleichartigkeit aller Zähne, Homodontie, ein. Daß diesem Stadium aber ein heterodontes vorausgegangen ist, läßt sich leicht noch in der Phylogenie nachweisen, wie bei den Wassersäugetieren. Wir unterscheiden am Gebiß meist schaufel- oder meißelförmige Schneidezähne oder Inzisiven (I). Die oberen sitzen im Zwischenkiefer, die unteren sind deren Antagonisten. Der erste Zahn im Oberkiefer ist der stets kegelförmige Eckzahn, Caninus (C). Im Unterkiefer wird der unmittelbar vor ihm liegende Zahn als Eckzahn bezeichnet. Es folgen weiter nach hinten die Backenzähne, und zwar unterscheidet man die vorderen, welche gewechselt werden, als Prämolaren (Pm) von den hinteren echten Backenzähnen oder Molaren (M). Besonders mannigfaltig ist die Form der letzteren. Da aber deren Ausbildung in engster Abhängigkeit von der Nahrung steht, so soll sie bei diesem Abschnitt eingehend erörtert werden.

Die Zahl der Zähne variiert, ist aber innerhalb der Art konstant, so daß ihr systematische Bedeutung zukommt.

Als hypothetische Ausgangsform für das Säugetiergebiß hat O. T h o m a s 60 Zähne angenommen, die aber tatsächlich in ausgebildetem Zustand von keinem Säuger bekannt sind. Wo mehr vorkommen, wie bei *Prionodontes* (100), *Delphinus* (200), ist sekundäre Vermehrung eingetreten. Diese 60 Zähne verteilen sich auf die einzelnen Gruppen wie folgt:

$$J \frac{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5} \quad C \frac{1}{1} \quad P \frac{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4} \quad M \frac{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5}$$

In dieser Formel, die natürlich nur eine Hälfte des Gebisses angibt, da ja die rechte und linke Hälfte gleich sind, bedeuten die über dem Strich stehenden Zahlen die Zähne des Oberkiefers, die unter dem Strich stehenden die des Unterkiefers. Man kann diese Formel auch schreiben wie folgt:

$$\frac{12345 \cdot 1 \cdot 1234 \cdot 12345}{12345 \cdot 1 \cdot 1234 \cdot 12345}$$

oder noch kürzer:

$$\frac{5 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 5}{5 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 5}$$

Die letztere Form bietet allerdings den Nachteil, daß man wohl die vorhandene Zahl sieht, aber nicht, welche Zähne ausgefallen sind. Denn die Zahnzahl der Säuger müssen wir uns durch Reduktion erklären. So entstand durch Verlust das Ausgangsgebisse der Beuteltiere, wie wir es noch bei *Didelphys* treffen, nämlich



$$\frac{12345 \cdot 1 \cdot 1234 \cdot 1234}{12345 \cdot 1 \cdot 1234 \cdot 1234}$$

aus dem sich durch weitere Rückbildung das Gebiß der übrigen Marsupialier ableiten läßt, und ebenso das der eozänen Monodelphier, welches wir noch bei Schweinen treffen, nämlich:

$$\frac{123 \cdot 1 \cdot 1234 \cdot 123}{123 \cdot 1 \cdot 1234 \cdot 123}$$

oder  $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3} \times 2 = 44$  Zähne. Diese Reduktion bringt in die ursprünglich geschlossene Zahnreihe Lücken, Diasteme. Bei fortschreitender Rückbildung kann die Zahnzahl mehr und mehr reduziert werden. Über Gebisse, wie das von Hydromys  $\frac{1 \cdot 0 \cdot 0 \cdot 2}{1 \cdot 0 \cdot 0 \cdot 2}$  und dem einzigen Zahn des männlichen Narwals kommen wir zum völligen Schwunde. Doch wird auch dann das Gebiß oft noch embryonal angelegt.

Dem bleibenden Gebiß pflegt in der Mehrzahl der Fälle ein Milchgebiß voranzugehen. Allerdings ist die Zahl der gewechselten Zähne verschieden. Ein Zahnwechsel kann ganz unterbleiben, wie bei den meisten homodonten Säugern, bei der Ratte und Hydromys. Bei den Beuteltieren wird nur ein Zahn gewechselt. Doch handelt es sich in allen diesen Fällen wohl um sekundäre Reduktion. Das hypothetische ursprüngliche Milchgebiß enthielt 32 Zähne und würde in einer Formel so zu schreiben sein:

$$\text{id} \frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3} \text{cd} \frac{1}{1} \text{pd} \frac{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}$$

wobei zu bemerken ist, daß im Milchgebiß die Buchstaben klein geschrieben werden und ein d = deciduus angehängt wird. Der Zahnwechsel findet in vertikaler Weise statt, so daß der Milzhahn durch den definitiven herausgetrieben wird. Es lassen sich also beide Gebisse für die eozänen Säuger etwa in folgender Weise zusammenschreiben:

$$\frac{123 \cdot 1 \cdot 1234 \cdot 123}{123 \cdot 1 \cdot 1234} \\ \frac{123 \cdot 1 \cdot 1234}{123 \cdot 1 \cdot 1234 \cdot 123}$$

Schon daraus ergibt sich, daß das Milchgebiß dem definitiven gleichwertig ist. Nur besteht es entsprechend der kürzeren Kiefer aus einer geringeren Zahl von Komponenten. Noch besser zeigt die Gleichheit der Form diese Gleichwertigkeit (s. Fig. 393). Allerdings hat das Milchgebiß manchmal phylogenetisch ältere Merkmale bewahrt.

Diese starke Verkürzung der Kiefer konnte wohl, wie ich an Hunden zeigte, die Ursache zu dem vertikalen Zahnwechsel der Säuger werden, indem dadurch rein mechanisch die später erscheinenden Zähne unter die früheren verlegt wurden. Sie ist aber nicht die Ursache der Beschränkung auf nur zwei Dentitionen. Daß nämlich eine solche stattgefunden hat, d. h. daß die Säugetiere von Vorfahren mit mehr Dentitionen abstammen,

läßt sich daraus vermuten, daß embryonal noch die Reste zweier weiterer Dentitionen angelegt werden. Die Ursache von deren Verschwinden ist vielleicht in einem zu starken Verbrauch von Material zu suchen, das besser an anderen Stellen zu verwenden war.

Als Rest einer solchen verschwundenen Zahngeneration ist nach Seydel möglicherweise auch der Eizahn der Monotremen aufzufassen. Er ist zwar funktionell dem Eizahn der Sauropsiden zu vergleichen, ist jedoch nach seiner Entstehung eher den Hautzähnen der Selachier ähnlich.

**Lippen und Wangen.** Weiter haben wir am Verdauungstraktus gleich am Anfang an der Mundhöhle das Auftreten von Lippen und Wangen zu erwähnen. Dies sind Hautduplikaturen, die als unbewegliche Falten schon bei niederen Vertebraten auftreten können. Charakteristisch für die

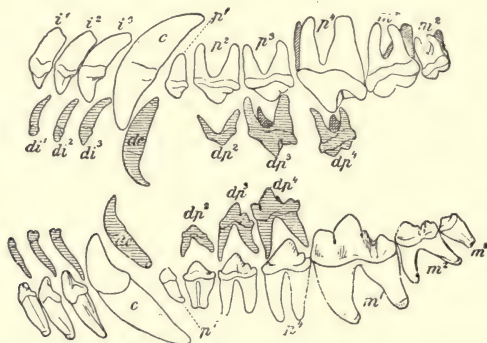


Fig. 393. Die Zähne des bleibenden Gebisses und des Milchgebisses (schraffiert) des Hundes.  
*i* 1-3 Inzisiven 1-3; *C* Caninus; *p* 1-4 Prämolare 1-4; *m* 1-3 Molare 1-3 (*p* 4 im Oberkiefer, *m* 1 im Unterkiefer = Reißzahn); *di* 1-3 Milchinzisiven 1-3; *dc* Milcheaninus; *dp* 2-4 Milchprämolare 2-4 (*dp* 3 im Oberkiefer, *dp* 4 im Unterkiefer = Milchreißzahn).

Säugetiere aber ist, daß sie durch Hineinwachsen quergestreifter Hautmuskeln bei ihnen beweglich werden.

Unter Lippen versteht man die Umgebung der Mundspalte, also die vom Mundwinkel nach vorwärts gelegenen Teile, von dort bis zum Kau-muskel nach rückwärts reichen die Wangen. Diese sind dem entsprechend in Fällen, wo die Mundspalte klein ist, wie bei *Myrmecophaga*, groß, wo sie weit ist, wie bei Fledermäusen, klein. Die Weite der Mundspalte steht im allgemeinen mit der Art der Nahrungsaufnahme in Zusammenhang.

Die Oberlippe ist mannigfach gestaltet. Bei Nagetieren ist sie gespalten, wodurch die Inzisiven frei werden, oft ist sie mit der äußeren Nase zusammen rüsselartig verlängert (Schwein, Elefant, Nasenbär, *Rhynchocyon*). Beim gewöhnlichen Nashorn ist sie ein verlängertes, zugespitztes Greiforgan, während sie bei dem weidenden weißen Nashorn breit ist, mit scharfer, schneidender Hornkante zum Abschneiden des Grases.

Die Wangen haben oft besondere Duplikaturen. Sind diese vom Mund aus zugänglich, wie das meistens der Fall ist, *Ornithorhynchus*, Affen der



Alten Welt, viele Nager, wie *Cricetus*, *Spermophilus* usw., so werden sie als innere Backentaschen bezeichnet. Sind sie von außen zugänglich, wie bei den *Geomyidae*, wo sie mit den Pfoten gestopft werden, so heißen sie äußere Backentaschen. Sie dienen zum Aufspeichern des Futters oder zur schnellen Erlangung größerer Quantitäten (Affen).

**Pharynx.** Von der Mundhöhle gelangt die Speise in den Pharynx, das ist ein hinter der Mundhöhle gelegener Raum, in dem sich Speise- und

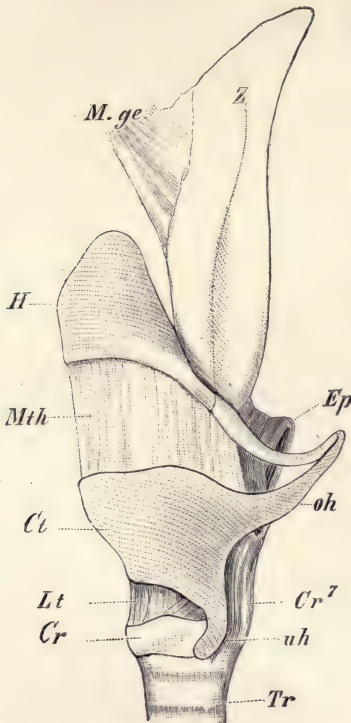


Fig. 394. Kehlkopf des Brüllaffen (*Mycetes ursinus*) von der linken Seite.

*Cr.*, *Cr.*<sup>1</sup> vordere bzw. hintere zur Platte erhobene Spange des Ringknorpels; *Ct.* Cartilago thyreoidea; *Ep.* Epiglottis; *M* Zungenbeinkörper; *Lt.* Ligamentum crico-thyreoidum; *M. ge.* Musculus genioglossus; *oh, uh* obere und untere Hörner der Cartilago thyreoidea; *Mih.* Ligamentum thyreo-hyoideum; *Tr.* Trachea; *Z* Zunge.

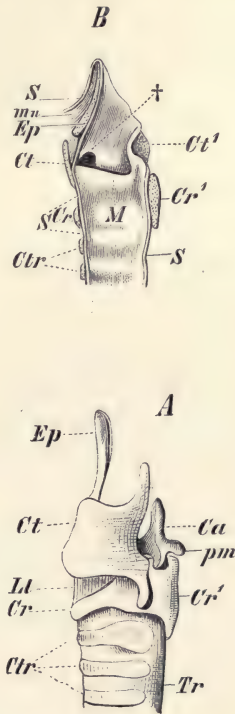


Fig. 395. *A* Kehlkopf vom Reh von der linken Seite. *B* vom Fuchs im Längsschnitt.  
(Nach Wiedersheim.)

*Ca.* Arytänoid; *Cr.* Cricoid, in *Cr.*<sup>1</sup> zur dorsalen Platte verbreitert; *Cl.*, *Cl.*<sup>1</sup> Thyreoidea; *Cr.* Trachealringe; *Ep.* Epiglottis; *Lt.* Ligamentum crico-thyreoideum; † Ventrículus Morgagni; *mu.* submuköses Gewebe; *S* Schleimhaut der Zunge und der Trachea *Tr.*

Luftwege kreuzen. Dadurch nun, daß der weiche Gaumen über den harten Gaumen hinaus als „Gaumensegel“ (Velum) in ihn hineinragt, wird er in einen oberen mit der sekundären Nasenhöhle, und einen unteren mit der Mundhöhle kommunizierenden Raum geteilt, welche beide durch eine Öffnung miteinander in Verbindung stehen.

Unten ist der Pharynx gegen die Mundhöhle durch den Kehlkopfdeckel (Epiglottis) abgeschlossen, eine knorplige Einlagerung in einer ventralen

Schleimhautfalte am Eingang des Kehlkopfes. Diese Epiglottis und das Auftreten eines gesonderten Schilddrüsennorpels (*Cartilago thyroidea*) sind die wichtigsten Unterschiede des Säugetierkehlkopfes gegen den der übrigen

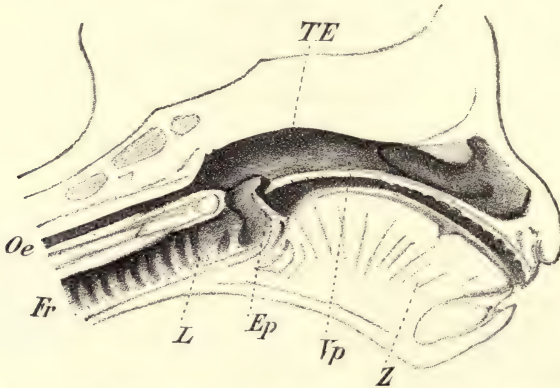


Fig. 396. Senkrechter Medianschnitt durch den Gesichtsteil des Kopfes von *Ateles*. (Nach Gegenbaur.)  
*TE*. Mündung der Tuba Eustachii; *Z* Zunge; *Vp*. Beginn des Velum palatinum; *Ep*. Epiglottis;  
*L* Kehlkopf; *Fr*. Luftröhre; *Oe*. Ösophagus.

Wirbeltiere (vgl. Fig. 394 u. 395). Durch Zusammenwirken von Epiglottis und Velum wird Luft und Speise in die richtigen Bahnen gelenkt. Der Mechanismus ist aber ein verschiedener, je nachdem, ob der Kehlkopfdeckel vor dem

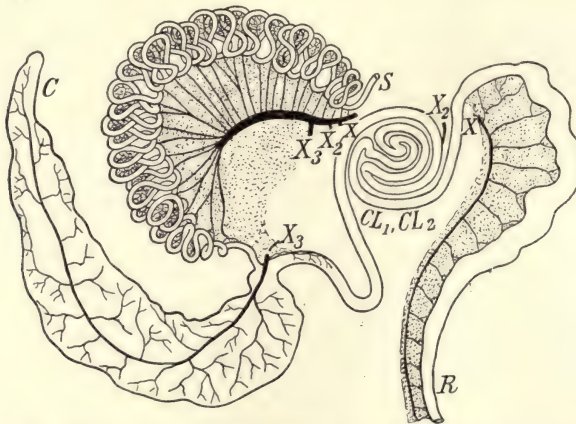


Fig. 397. Eingeweide von *Hydrochoerus capybara*. (Nach Mitchell.)  
*S* Duodenum am Magen abgeschnitten; *R* Rectum am After abgeschnitten; *C* Caecum; *CL*. Kolon-  
 schlingen; *X* Venen des Mesenterium.

Velum (Mensch), also außerhalb des zur Nase gezählten Pharynx (extranarial), oder dahinter, also im Pharynx (intranarial) liegt.

Bei intranarialer Lage (s. Fig. 396) gleitet die Nahrung an der Epiglottis, die den Zugang zum Nasenrachenraum in zwei Kanäle teilt, seitlich vorbei in den



Ösophagus, während dadurch, daß sie dem Hinterrand des Velums aufliegt, der Kanal für die Luft, der von der Nase durch die Choane hinter dem Velum in die Luftröhre führt, vervollständigt wird. Eine dauernd intranariale Lage kommt den jungen Beuteltieren zu. Diese nehmen bekanntlich gleich nach der Geburt die Zitze in den Mund. Ihr Ende schwillt stark an. Da die Lippen bis auf eine kleine Spalte zum „Saugmund“ geschlossen werden, muß die Zitze dauernd im Mund behalten werden und die intranariale Lage der Epiglottis hindert das Eindringen von Milch, die ja dem Beuteljungen eingespritzt wird, in die Luftwege. Liegt die Epiglottis zeitlich während des Schluckaktes (Carnivoren) oder dauernd (Anthropomorphen) prävelar, so deckt sie den Eingang zur Luftröhre und die Speise gleitet über sie fort. Es ist klar, daß die erste Art eine besonders sorgfältige Zerkleinerung der Nahrung voraussetzt; sie findet sich deshalb gewöhnlich bei Tieren mit gut ausgebildeten Backenzähnen. Bei den Cetaceen, die nicht kauen, ist durch eine besondere Einrichtung für den richtigen Verlauf bei Nahrungs- und Luftaufnahme Sorge getragen (vgl. S. 641).

Darm und Magen. Sonst ist der Verdauungstraktus im Prinzip nach dem bei den Reptilien geschilderten Typus gebaut. Nur zeigt der Magen die Tendenz zur Einteilung in Abschnitte. Man kann gewöhnlich an ihm unterscheiden: einen drüsenlosen Anfangsteil, den ösophagealen Teil; auf ihn folgt die kardiale Region, der Fundus, und schließlich der Pylorus. Jeder dieser drei letzten Teile ist durch besondere Drüsen ausgezeichnet. Diese Regionen können durch Einschnürungen in Abschnitte getrennt sein, wodurch der Magen eine sehr komplizierte Form erhält. Es handelt sich hierbei stets um eine Anpassung an Pflanzennahrung.

Im übrigen ist der physiologische Zusammenhang zwischen der oft bei nahestehenden Arten recht verschiedenen Gestaltung des Darmtrakts und der Nahrung nicht immer klar. Im allgemeinen haben wohl auch hier die Pflanzenfresser den längeren Darm (vgl. z. B. die Kolonscheibe der Wiederkäuer), obwohl es viele Ausnahmen von dieser Regel gibt. Warum aber bei *Hydrochoerus capybara* als einzigem Nager (Fig. 397) und bei *Propithecus* das Kolon eine derartige Verlängerung erfährt, daß es sich, um nur Platz zu finden, scheibenartig einrollen muß, ist gänzlich unklar, zumal das letztere Tier

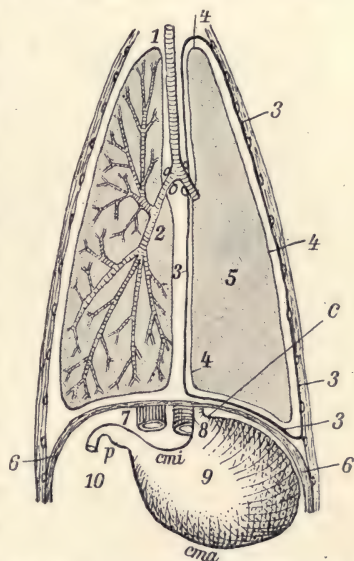


Fig. 398. Schematischer Frontalschnitt durch die Brusthöhle eines Säugers. 1. Trachea; 2. sich verzweigender Bronchus; 3. Pleura parietalis bzw. an der Medialseite Pleura mediastinalis; 4. Pleura pulmonalis; 5. Lungenflügel; 6. Diaphragma; 7. Vena cava posterior; 8. Aorta; 9. Magen; 10. Bauchhöhle. c = Cardiateil; p = Pylorusteil des Magens; cma = große, cni = kleine Kurvatur. (Nach Weber.)

durchaus kein reiner Pflanzenfresser ist. Auch zwischen der Nahrung und dem Vorhandensein von einem (oder zwei, bei einigen Edentaten, *Trichechus* und *Procyon*) Blinddärmen ist es schwer, einen Zusammenhang festzustellen (vgl. jedoch S. 254 u. 692), eher noch zwischen seiner Größe und dem Bau des Magens, so daß dem einfacheren Magen der längere Blinddarm entspricht.

#### 4. Atmungsorgane.

Im Bau der Lunge machen sich auch wichtige Unterschiede geltend, die eine Weiterbildung der bei den Reptilien gefundenen Zustände bedeuten. Die Trachea zeigt nur bei den Faultieren Windungen, sie verläuft sonst gerade. Der Bronchus tritt weit in die Lunge hinein und verästelt sich immer mehr in Bronchioli, welche an die mit Lungenbläschen (Alveolen) besetzten Alveolargänge, das Alveolargewebe, das die ganze Lunge wie ein Schwamm erfüllt, herantreten (s. Fig. 399). In ihm, das mit einem dichten Kapillarnetz durchsetzt ist, vollzieht sich der Gasaustausch, die Respiration. Und nur selten bleiben bei den Säugetieren größere Höhlen in der Lunge bestehen, wie bei den Sirenen, wo sie wohl als Luftreservoir, in Anpassung an ein Wasserleben zu deuten sind.

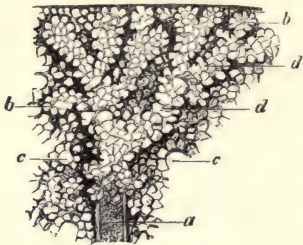


Fig. 399. Schnitt aus einer mit Alkohol gefüllten und gehärteten Lunge von *Felis catus* (= *silvestris* Brisson).  
(Nach Fr. E. Schulze aus Gegenbaur.)

a Bronchialzweig; b Endbläschen; c Alveolargang im Querschnitt; d im Längsschnitt.

Lunge in mehrere Äste resultiert. Doch kann diese Teilung auch fehlen (*Cetacea*, Sirenen, einzelne Pinnipeder, viele *Perissodactylen*, Murinen, *Sciurus* u. a.).

Jede Lunge ist außen von einer abschließenden Haut, der Pleura, umgeben, die einen Sack, den Pleurasack, darstellt. Beide Pleurasäcke liegen in der Pleural- oder Brusthöhle, die von der Bauchhöhle durch das Zwerchfell (*Diaphragma*) luftleer geschieden ist. Das Zwerchfell ist ein für Säugetiere höchst wichtiger und charakteristischer Muskel, der kuppelförmig in die Brusthöhle vorragt. Durch Kontraktion seines muskulösen Teiles flacht er sich ab und vergrößert so das Volumen der Brusthöhle. Eine weitere Vergrößerung erfolgt durch die Interkostalmuskeln, welche die Rippen heben. So geschieht der Prozeß des Einatmens, da nun von außen Luft in die Lunge strömt, während durch Erschlaffen der Muskulatur die Teile in ihre Ruhelage zurückkehren. So wird die Brusthöhle verkleinert, dadurch wird die Luft ausgetrieben, ein Vorgang, der mit Ausatmen bezeichnet wird.





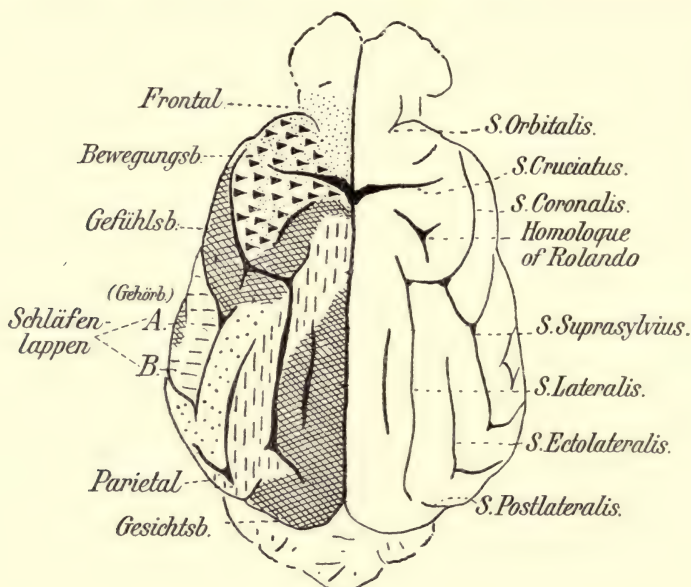


Fig. 401.

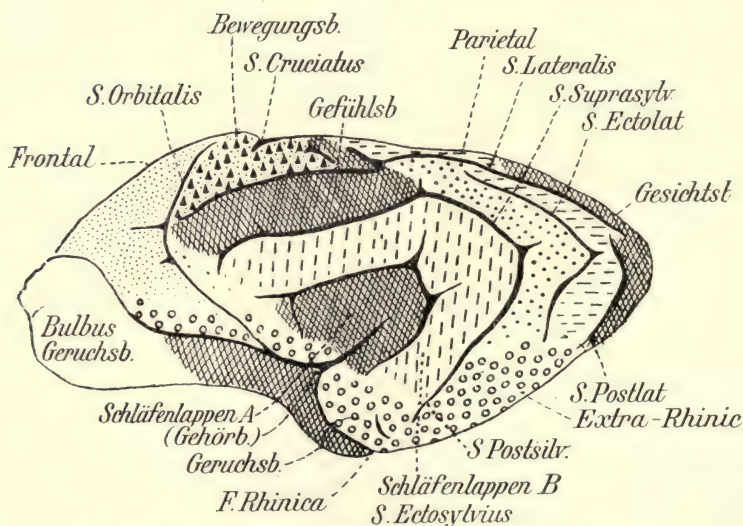


Fig. 402.

Fig. 401 bis 405. Bezirke des Hundegehirns. (Nach Campbell.)

Ansicht von oben Fig. 401, von unten Fig. 403, von der Seite Fig. 404. Längsschnitt Fig. 405.

Fig. 405. Längsschnitt durch das Gehirn einer Katze. (Nach Campbell.)

## 6. Nervensystem.

Das Hirn der Säugetiere ist durch die Größe von Groß- und Kleinhirn ausgezeichnet. Besonders ist es der Mantelteil des Großhirns, der Sitz der Intelligenz, welcher eine bedeutende Entwicklung erfährt. Die Stirnlappen



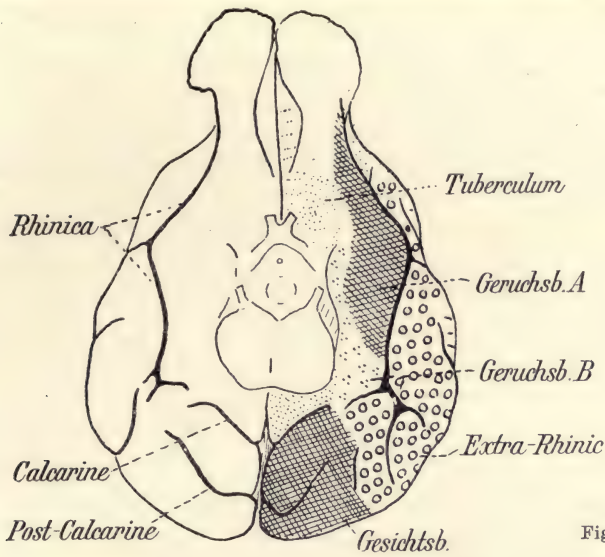


Fig. 403.

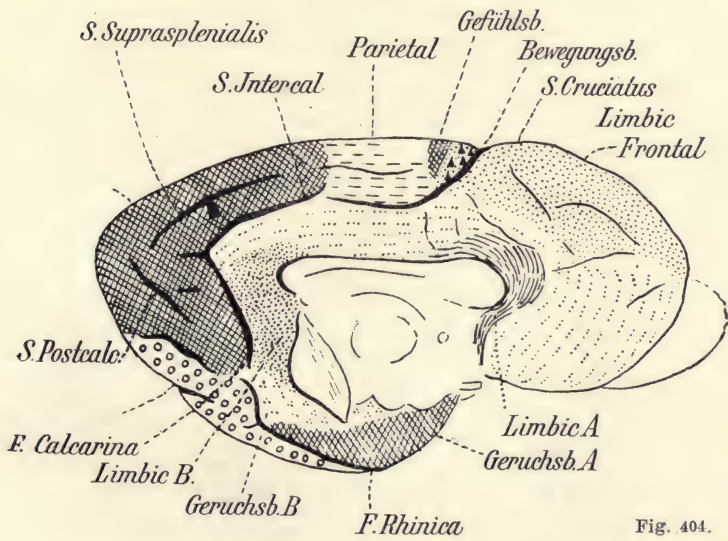


Fig. 404.

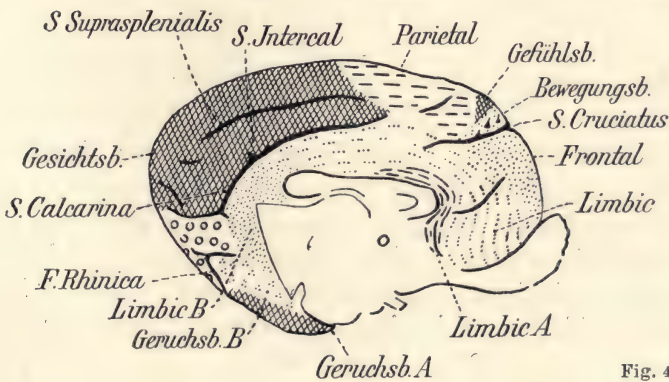


Fig. 405.

dehnen sich nach vorn über die Lobi olfactorii aus, diese schließlich von oben ganz überdeckend. Die Schläfenlappen wachsen rechts und links über die Sehhügel bis an die Basis, die Hinterhauptlappen überwuchern nach rückwärts allmählich Mittelhirn, Kleinhirn und verlängertes Mark. Man kann in der Vergrößerung des Großhirns innerhalb der Säugetierklasse eine auf-

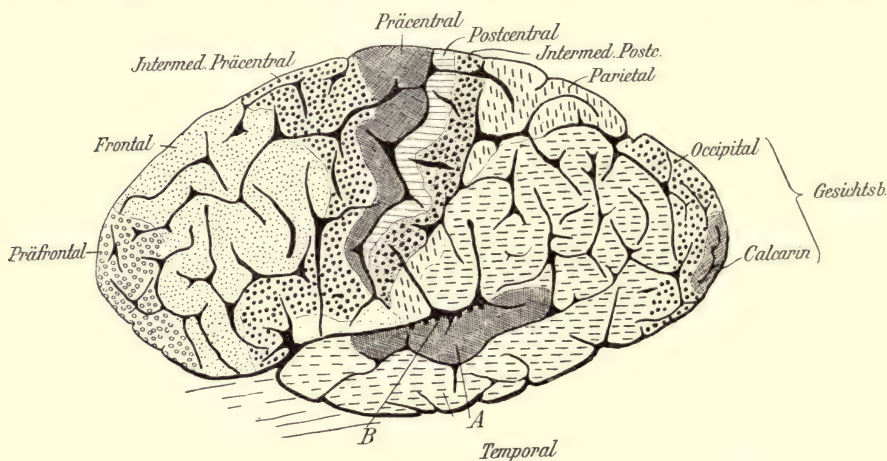


Fig. 406.

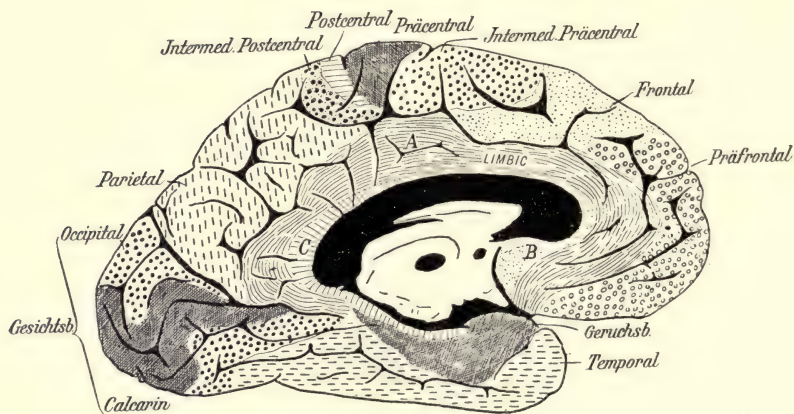


Fig. 407.

Fig. 406 und 407. Die Bezirke des menschlichen Gehirns. (Nach Campbell.)  
Fig. 406 Seitenansicht. Fig. 407 Längsschnitt.

steigende Reihe feststellen, zumal da zwecks weiterer Vergrößerung die anfangs glatte Hirnrinde sich in Falten legt (Gyri und Sulci), welche bei den menschenähnlichen Affen, besonders aber beim Menschen, die größte Ausdehnung zeigen. Aber eine solche aufsteigende Linie läßt sich nur in groben Umrissen erkennen, da bei den einzelnen Tierarten je nach ihren psychischen Fähigkeiten bald der eine, bald der andere Teil



besser ausgebildet ist (vgl. Fig. 404 u. 405) und außerdem in jeder Klasse die Weiterentwicklung selbständig erfolgte. Wie nämlich durch Experimente und Untersuchungen erkrankter Tiere festgestellt ist, ist die Großhirnrinde in ihrer ganzen Ausdehnung nicht von gleicher Bedeutung. Vielmehr sind in ihr gesonderte Bezirke oder Areas für die einzelnen Verrichtungen zu unterscheiden, wie aus Fig. 401—407 entnommen werden mag. Campbell unterscheidet dabei folgende:

1. **Gefühlsbezirk.** Es ist der Sitz des gewöhnlich als Gefühl bezeichneten Sinnes, ferner des Muskelsinnes, d. h. des Sinnes, welcher uns die Lage, Eigenschaften und Zustand unserer Muskeln erkennen läßt, weiter des Sinnes, durch welchen wir die Form, Beschaffenheit usw. der Gegenstände unterscheiden (stereognostischer Sinn) und schließlich des Sinnes, welcher uns Hunger, Durst, Temperatur empfinden läßt. Hier werden also alle gewöhnlichen Sinneseindrücke empfunden. In diesem Bezirk lassen sich wieder zwei Abschnitte unterscheiden, welche topographisch bezeichnet werden als postzentrale Area, wo alle Eindrücke zuerst aufgenommen, und als intermediäre postzentrale Area, wo sie geistig verarbeitet werden.

2. **Gesichtsbezirk.** Er besteht ebenfalls aus zwei Teilen, der Calcarine area zur Aufnahme und der Occipital area zur Verarbeitung der Gesichtseindrücke.

3. **Gehörbezirk.** Er liegt in dem Schläfenlappen des Gehirns der Area temporalis, wo auch wieder ein perzipierender Teil (Fig. 402 u. 406 A) und ein verarbeitender (Fig. 402 u. 406 B) zu trennen ist.

4. **Scheitel- oder Parietalar area** scheint der Sitz zu sein für höhere Fähigkeiten, deren wesentlichste Grundlage auf Sinneseindrücken beruht. Sie scheint sich zusammen mit der intermediären postzentralen Area in der Verarbeitung zusammengesetzter Eindrücke des Muskelsinnes und des stereognostischen Sinnes zu teilen. Hier ist wohl der Sitz der höheren Fähigkeiten, deren wesentlichste Basis Empfindungen sind, Bewußtsein und Gedächtnis.

5. **Der Bewegungsbezirk** oder nach seiner Lage präzentrale Area oder auch „Fühlsphäre“ genannt, dient der Regelung und dem Zusammenarbeiten der Bewegungen. Er enthält in der intermediären präzentralen Area das Sprachzentrum und beim Menschen, wie es scheint, auch ein Schreibzentrum.

6. **Frontal- und Präfrontalbezirk.** Auf experimentellem Wege durch elektrische oder andere Reizungen oder Exstirpation konnte die Bedeutung dieses Hirnteiles nicht festgestellt werden. Deshalb und wegen seiner guten Ausbildung beim Menschen nimmt man an, daß er der Sitz der höheren geistigen Funktionen sei.

7. **Der Riechbezirk** ist im Lobus olfactorius und das Ammonshorn oder Gyrus hippocampi auf der Unterseite des Gehirnes lokalisiert. Er grenzt nach hinten unmittelbar an den Gesichtsbezirk.

Innerhalb dieser Bezirke gibt es wieder bestimmte kleinere Abteilungen (Centra). So hat man durch Reizungen gewisser Teile des Bewegungsbezirkes Bewegungen verschiedener Körperteile erzielt, woraus zu schließen ist, daß hier motorische Nervenbahnen ihren Ursprung nehmen. So gibt es dort ein Bewegungszentrum für das Bein, den Arm, ein Sprachzentrum usw. und beim Menschen möglicherweise sogar ein Schreibzentrum in der intermediären präzentralen Area, wo auch das Sprachzentrum liegt.

Und so ist je nachdem, wenn der eine oder andere Sinn besser entwickelt ist, auch der betreffende Hirnteil stärker ausgebildet.

So sehen wir beim Hund (Fig. 404), dessen Geruchssinn ja besonders scharf ist, das Riechzentrum gut entwickelt. Gegenüber diesem „Nasentier“ ist es bei dem „Augentier“ Katze (Fig. 405) kleiner. Bei ihm ist dafür der Gesichtssinn besser ausgebildet. Trotzdem ist die Katze noch nicht den Tieren mit kleinerem „Riechhirn“ beizuzählen. Sie ist noch, wie die Mehrzahl der Säugetiere, „makrosmatisch“. Erst wenn das Riechhirn noch geringer entwickelt ist, können die Tiere als „mikrosmatisch“ bezeichnet werden (Pinnipedier, Bartenwale, Primaten). Vollständige Rückbildung findet sich nur bei den „anosmatischen“ Zahnwalen. Vielleicht dient auch der „Extra-Rhinc“-Bezirk der Säugetiere, für den Campbell beim Menschen kein Homologon gefunden hat und dessen Bedeutung noch nicht erforscht ist, dem Geruch.

Die eben beschriebene Größenzunahme des Gehirns könnte vielleicht Ursache werden zu der Annahme, daß man etwa nach dem absoluten oder relativen Gewicht oder nach der Zahl der Windungen auch die Intelligenz eines Tieres feststellen kann. Dem ist aber nicht so. Gewöhnlich pflegen kleinere Tiere aus derselben Ordnung die relativ schwereren Gehirne zu haben, was auch leicht verständlich ist, wenn man bedenkt, daß bei ihnen ja dieselbe Anzahl von Muskeln und Nerven versorgt werden muß wie bei ihren großen Verwandten.

Die Größenzunahme hat noch im Gefolge eine Zunahme der die einzelnen Regionen verbindenden Nervenstränge, der Kommissuren, von denen vier unterschieden werden: Hirnbalken (Corpus callosum) und Hirngewölbe (Fornix) zwischen den Großhirnhemisphären, vor ihnen nach rückwärts die paarigen Crux cerebri und die Pons varoli unter dem Kleinhirn.

## 7. Sinnesorgane.

Die Sinnesorgane weisen im allgemeinen wenig nennenswerte Veränderungen auf. Über die Knochen des Gehörorgans ist schon gesprochen (S. 533). Die weiteren Veränderungen betreffen nur die bessere Ausbildung schon vorhandener Teile und mögen aus der Fig. 412 und ihrer Erklärung entnommen werden. Als neu kommt nur noch die Ohrmuschel dazu. Ihre



bei den verschiedenen Tieren sehr verschiedene Form hat zweifellos ihre Bedeutung. Doch dürfte jede Erklärung vermutlich auf große Schwierigkeiten stoßen.

Die Nasenhöhlen sind sehr umfangreich und von den Nasenmuscheln ausgefüllt, knorpelige Vorsprünge der äußeren und hinteren Nasenwand, die mannigfach gefaltet sind und der stark entwickelten Schleimhaut zur Stütze dienen.

Das Auge ist relativ einfach gebaut. Von den Schutzorganen ist die Nickhaut schwach entwickelt und, im Gegensatz zu den anderen Wirbeltieren, das obere Augenlid besser ausgebildet als das untere. Der Sklera fehlt jede Verknöcherung, obwohl bei *Echidna* noch Knorpel auftritt. Ein Pecten ist neuerdings von Lindsay-Johnson bei einer Anzahl



Fig. 408 a.

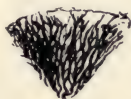


Fig. 408 b.

Fig. 408 a u. b. Pecten von Säugetieren. (Nach Lindsay-Johnson.)

Fig. 408 a. *Alactaga indica*. Fig. 408 b. *Macropus brachyurus*.

Säugetiere entdeckt (s. Fig. 408). Doch stehen noch genauere anatomische Untersuchungen aus. Es scheint aber bei den Säugetieren nie die hohe Entwicklung wie bei den Vögeln zu erreichen.

Bunte Öltropfen in den Zapfen der Retina finden sich nur bei Beuteltieren.

Als neu scheint bei einigen Säugetieren (Ungulaten) eine eigenartige Differenzierung der Iris hinzuzukommen (s. Fig. 409—411). Ein warzenartiger Fortsatz am oberen Irisrande der Pferde war schon lange als *Corpus nigrum* den Tierärzten bekannt. Von dieser einfachen Form ausgehend wird das Gebilde komplizierter. Bei den Gazellen treffen wir drei obere Warzen, denen untere entsprechen, bei den Cameliden einen gezackten oberen und unteren Kamm. In seiner höchsten Ausbildung ist es bei den Procaviiden zu treffen. Lindsay-Johnson sieht darin eine Schutzeinrichtung gegen die Sonne, welche „in wunderbarer Weise es dem Tiere ermöglicht, Gegenstände zu sehen, während ihm die Sonne direkt ins Gesicht scheint“, so daß er ihm den Namen *Umbraculum* gibt.

Bei manchen Säugern, wie den Carnivoren, ist die Chorioidea durch eingelagerte Kristalle zu einem das Licht reflektierenden *Tapetum lucidum* geworden. Seine Bedeutung ist noch unklar. Auf seiner Reflexwirkung beruht das sogenannte Augenleuchten der Hunde, Katzen usw.

Unter den Säugetieren haben nur die Affen parallel gestellte Sehachsen wie der Mensch. Bei den Halbaffen divergieren sie schon um  $7-15^\circ$ , bei den übrigen Säugern ist die Divergenz noch stärker. Die größten Divergenzwinkel sind  $71^\circ$  Didelphys,  $72^\circ$  einzelne Ungulaten,  $85^\circ$  Cetaceen und  $88^\circ$  einzelne Rodentia, wie Lepus, wobei ich nach Lindsay-Johnson

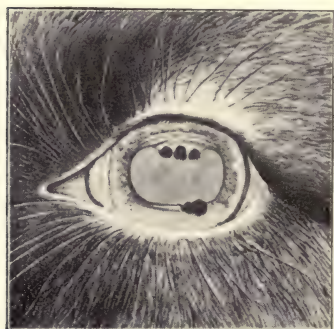


Fig. 409.

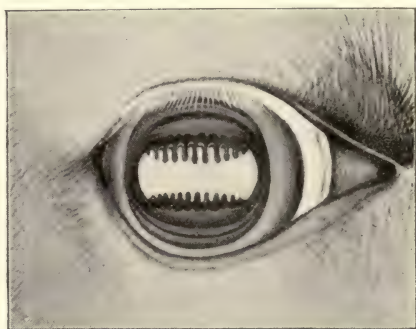


Fig. 410.

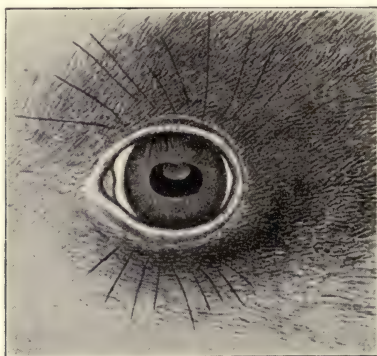


Fig. 411.

Fig. 409 bis 411. Verschiedene Stadien der Ausbildung des Corpus nigrum.  
(Nach Lindsay-Johnson.)

Fig. 409. Pferd. Fig. 410. Lama. Fig. 411. Hyrax dorsalis (Umbraculum).

unter Divergenz die Abweichung von einer zur Augenverbindungsline senkrechten Normallinie verstehe.

Diese Art der Augenstellung ist für die Art des Sehens wichtig. Je größer der Divergenzwinkel, ein um so größeres Gesichtsfeld beherrschen die Augen, daher der große Winkel der Huftiere und Hasen.

Ist der Divergenzwinkel kleiner, so nimmt das Gesamtgesichtsfeld zwar an Größe ab, aber von dem Gesichtsfeld jedes Auges fallen um so größere Teile zusammen. Damit hängt ein anderer Vorteil zusammen, der des verbesserten stereoskopischen Sehens, denn ein stereoskopisches Sehen in beschränkter Weise ist ja auch mit einem Auge möglich (vgl. S. 274). Von



einem senkrecht auf der Mitte der Augenverbindungsline stehenden Blatt sieht das rechte Auge nur die eine, das linke nur die andere ihm zugekehrte

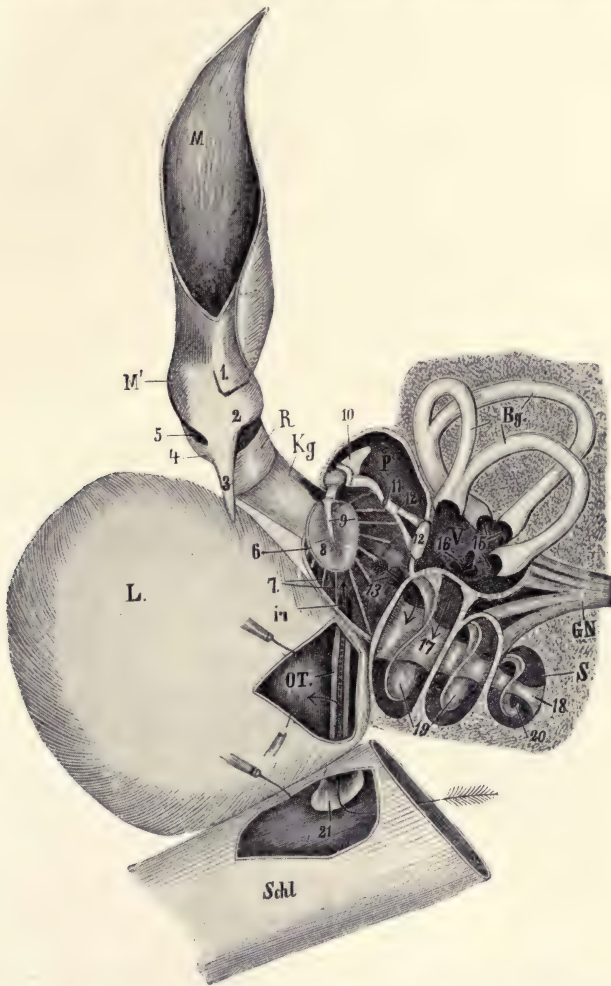


Fig. 412. Gesamtübersicht des Gehörorgans des Pferdes (schematisiert).  
(Nach Ellenberger und Baum.)

Bg. Bogengänge; GN. N. acusticus; Kg. knöcherner äußerer Gehörgang; L. Luftsack; M. Ohrmuschel; M' Gefäß derselben; OT. Tuba auditiva; P. Paukenhöhle; E. Cartilaga annularis; S. Cochlea; Schl. Schlundkopf; V. Vestibulum. 1 und 2 halbringförmige Fortsätze der Ohrmuschel; 3 Griffelfortsatz derselben; 4 dessen oberes Horn; 5 Öffnung zum Durchtritt des N. auricularis internus; 6 Annulus tympani; 7 von demselben strahlenförmig abgehende Knochenplättchen; 8 Trommelfell, Membrana tympani; 9 Hammer, Malleus; 10 Amboß, Incus; 11 Linse, Incus; 12 Steigbügel, Stapes; 12' dessen im Vorhofsfenster, Fenestra vestibuli, steckende Fußplatte; 13 Schneckenfenster, Fenestra cochleae; 14 Paukenöffnung der Ohrtrompete; 15 in das Vestibulum ausmündende Öffnungen der Bogengänge; 16 aus dem Vestibulum in die Schnecke führende Öffnung; 17 Spindel; 18 trichterförmige Spitze, Kuppel, derselben, die lateral in dem Promontorium liegt, während die Basis dem Porus acusticus internus zugekehrt ist. Nach der Zeichnung könnte man die umgekehrte Lage vermuten, das ist aber nicht zutreffend; 19 Lamina spiralis ossea; 20 Häkchen des knöchernen Spiralplättchens; 21 Klappe der knorpeligen Tuba auditiva.

Seite. Beide zusammen erkennen es erst als Blatt, als Körper. Die Verschiedenheit beider Bilder ändert sich mit der veränderten Entfernung des

Gegenstandes. Aus dem Vergleich der Bilder ergibt sich dann die Schätzung der Entfernung, das perspektivische Sehen. Diese Vorteile konnten aber bei Affen und Menschen in höchster Vollendung gewonnen werden, weil die geringere Größe des Gesichtsfeldes durch die freiere Beweglichkeit des Kopfes wieder ausgeglichen wurde. Es liegt hierin eine Parallelerscheinung zu den Vögeln.

Bei Affen und Menschen findet sich ferner um die Fovea centralis ein dunkler Hof, der „gelbe Fleck“ oder die Macula lutea. Ihre Bedeutung ist unklar, doch muß sie irgendwie mit der Parallelstellung der Sehachsen zusammenhängen, da sie sich nur bei Tieren mit parallelem Blick findet.

Alle diese Tiere haben auch eine runde Pupille, doch gibt es auch Tiere mit runder Pupille, die keinen gelben Fleck besitzen. Bei Tieren mit ovaler Pupille kommt er nie vor. Übrigens ist zwischen Pupillenform und Lebensweise bei den Säugetieren ebensowenig ein Zusammenhang festzustellen, wie bei den Reptilien.

Ferner ist zu erwähnen, daß die Akkommodation anders vor sich geht, als bei den übrigen Wirbeltieren. Die sehr elastische Linse wird bei den Säugern vom Ziliarkörper in Spannung gehalten, so daß ihre Wölbung flacher ist, als sie ihr von Natur zukäme. Durch Kontraktion der Ziliarmuskulatur wird der Ziliarkörper etwas der Linse genähert, dadurch läßt die Spannung nach und die Linse nimmt die ihr eigentümliche stärkere Wölbung an. Der Akkommodationsvorgang ist also gerade umgekehrt wie bei den Sauropsiden. Bei ihnen steht die Linse während der Akkommodation unter erhöhtem, bei den Säugern unter vermindertem Druck. Dadurch nähert sie sich bei den letzteren der stärker gewölbten Ruheform, vorausgesetzt, daß man die bis jetzt allein schon durchgeführten Beobachtungen bei Affen und Menschen auf die übrigen Säuger übertragen darf.

## 8. Muskelsystem.

Die Muskulatur der Säugetiere ist nach demselben Bauplane wie bei den Reptilien gestaltet. Es erübrigt sich also ein Eingehen darauf. Doch ist als weitere Eigentümlichkeit der Säuger die Hautmuskulatur zu erwähnen. Wenn auch sonst in der Haut Muskeln liegen können, so finden sich doch nur bei den Säugern quergestreifte Muskeln, die mit dem Integument in Verbindung treten, also Hautmuskeln sind. Der wichtigste Hautmuskel ist wohl der Musculus subcutaneus, der bei Monotremen fast den ganzen Körper einhüllt, und auch sonst bei niederen Säugern noch mehr oder weniger stark entwickelt ist. Er dient zur Bewegung der Haut und Aufrichtung der Haare. Dem letzten Zweck dienen ferner noch die Arrectores pili, Bündel glatter Muskelzellen, die von der Lederhaut zum Haarfollikel ziehen und diesen aufrichten können. An Stelle des Musculus



subcutaneus tritt bei den Primaten das *Platysma myoides*, ein Kopf und Hals bedeckender Hautmuskel, in den Vordergrund, der die Muskulatur des Ohres, der Lippen, der Nasenflügel, der Kopfhaut usw. liefert und beim Menschen als mimischer Gesichtsmuskel eine Rolle spielt. Es ist klar, daß sich diese Muskulatur erst mit Rückgang des Schuppenkleides, wohl im Anschluß an die Haare entwickelt hat.

## 9. Integument.

**Drüsen.** Als ein weiteres Merkmal der Säugetiere finden wir in unserer Diagnose Hautdrüsen angegeben. Diese Hautdrüsen sind nicht etwa, wie es in vielen Lehrbüchern noch immer zu lesen ist, als Landanpassungen aufzufassen. Sie fehlen ja gerade, wie wir gesehen haben, den Reptilien, also Landtieren im wahrsten Sinne des Wortes, und von den Amphibien gerade denjenigen, die ein geringes Feuchtigkeitsbedürfnis haben. Es lassen sich bei ihnen zwei Grundtypen unterscheiden. Als selbständige Einstülpungen der Epidermis in die Lederhaut, unabhängig vom Haarfollikel, entstehen die tubulösen Drüsen, die in ihrer einfachsten Form mit den schlauchartigen Drüsen der Amphibien die größte Ähnlichkeit haben. Die Sekretion ist ein chemischer Vorgang innerhalb der einzelnen Drüsenzellen, die nicht deren Untergang zur Folge hat. Das Sekret ist meist tropfbar flüssig, farblos und sehr salzig: Schweiß. Nur bei Hippopotamus, beim Männchen von *Macropus* (vgl. S. 650 Anm.) und beim Weibchen von *Cephalophus pygmaeus* ist es gefärbt und zwar in den beiden ersten Fällen rot, im letzten blau. Es kann ausnahmsweise auch schleimig (*Hippopotamus*), eiweißhaltig (*Cephalophus*), wachsartig zäh (Ohrenschmalz des Menschen) sein.

Der eigentliche Zweck der Drüsen ist wohl besonders dort, wo sie gleichmäßig über den ganzen Körper verteilt sind, die Regulierung der Temperatur, indem der Schweiß bei übergroßer Erhitzung durch Verdunstung abkühlend wirkt.

Oft sind die tubulösen Drüsen lokal beschränkt, wie bei den Nagern auf die Fußsohlen, oder treten nur äußerst sparsam auf, wie bei Ratte und Hund (bei diesen schafft vielleicht das Heraushängen der Zunge die nötige Abkühlung), oder sie fehlen ganz wie bei *Echidna*, *Choloepus*, *Chrysochloris*, *Manis*, Sirenen, Cetaceen. Wenn auch ihr Fehlen bei Seesäugetieren verständlich ist, so fehlt uns doch in den anderen Fällen jede Erklärung dafür.

Übrigens enthält der Schweiß auch nebenher Endprodukte des Stoffwechsels. Oft ist das Sekret der Schweißdrüsen auch Träger spezifischer Gerüche, die teils zur Verteidigung, teils zum Erkennen der Tiere dienen, worauf wir später bei dem betreffenden Abschnitt zurückkommen wollen.

An Hautfalten hilft ihr fettiges Sekret die Reibung vermindern.

Ihnen stehen die acinösen Drüsen gegenüber. Sie entstehen als Ausbuchtung des Haarfollikels und können durch sekundäre Vergrößerung zu

großen alveolaren Drüsen werden. Bei der Sekretbildung gehen die einzelnen Zellen zugrunde. Sie sind so an das Haarkleid gebunden, daß sein Wegfall bei Cetaceen auch ihr Fehlen bedingt, ihren Schwund bei Alterszunahme der Sirenia. Ihr fettiges, oft starkriechendes, talgartiges Sekret („Talgdrüsen“) überzieht das Haar schützend. Daß es aber nicht unbedingt nötig ist, zeigt das Fehlen der Talgdrüsen bei Chrysochloris und einigen anderen Säugern.

Oft erscheinen die Drüsen nicht einzeln, sondern zu größeren Paketen angehäuft. Da diese meist einen besonderen Zweck haben, sollen sie bei den betreffenden Abschnitten erörtert werden. Hier sei nur der Schmierdrüsen gedacht, wie sie sich z. B. an der Handwurzel des Schweins als „Karpaldrüsen“, zwischen den Klauen mancher Artiodaktylen, wie Schaf, Gemse, Reh usw., als „Klauensäckchen“, ferner an verschiedenen Stellen der Extremitäten vom Rhinoceros finden. Hier handelt es sich darum, die Haut zwischen zwei sich berührenden Stellen schlüpfrig zu erhalten. Unklar bleibt es dabei, warum sie oft bei ganz nahestehenden Arten der Artiodaktylen fehlen, wie bei Ziege, Hirsch u. a. Hier mögen auch noch die mit einer Bürste versehenen Drüsen gewisser Cerviden erwähnt werden, die bald oberhalb der Mitte des Metatarsus (Elch, Reh), bald unterhalb auftreten. Ihr Zweck ist unklar, und die Deutung, die mit ihrem Sekret das knospende Geweih (zum Schutze?) überziehen läßt, unwahrscheinlich. Möglicherweise kommt allen diesen Drüsen eine Funktion zu, die zum Geschlechtsleben in irgendeiner Beziehung steht, weshalb ich dort nochmals darauf zurückkomme (vgl. S. 656).



Fig. 413. Hand von Haplorhina grisea ♂.  
(Nach Beddard.)

A Kallosität über der Arm-drüse; B Stelle mit Horn-spitzen; C Haarbüschel.

Hierbei mag eine Drüse erwähnt werden, die sich am Unterarm der Halbaffen findet. Mit ihr vergesellschaftet treten dort bei diesen Tieren eigenartige Hornexkreszenzen auf. Und Sutton meinte, letztere seien ein Produkt der Drüsen. Es sind reibenähnliche Felder oder sie tragen eine spornähnliche Spitze (s. Fig. 413). Darin erinnern sie an eigentümliche, Sporn genannte Gebilde am hinteren Sprunggelenk der Pferde, über deren Bedeutung wir ebensowenig etwas wissen, wie über die sogenannten „Kastanien“ der Pferde, freie Hautstellen an den Beinen, die bei Pferden mit warzigen Hornbildungen bedeckt, bei Zebras und Eseln glatt sind. Außerdem fehlen sie ebenso wie die Sporen an den Hinterfüßen der beiden letzteren und einiger Pferderassen.

Mammara p p a r a t. An die Schweißdrüsen schließt sich ein be-



sonders wichtiger Drüsenapparat an, und zwar derjenige, der der ganzen Klasse den Namen gegeben hat, ich meine die Milchdrüsen oder Mammæ. Zwar sind diese nicht als phylogenetisch aus jenen entstanden zu denken, sondern beide leiten sich von denselben indifferenten tubulösen Hautdrüsen ab. Sie sind für die Säugetiere so charakteristisch, daß man ihnen danach den Namen Mammalia gegeben hat. Ihr Zweck, der Ernährung der Jungen zu dienen, ist ohne weiteres klar. Da aber etwas Ähnliches sonst nirgends in der ganzen Tierreihe vorkommt, lohnt es sich wohl, einige phylogenetische Betrachtungen über ihre Herkunft anzustellen, zumal durch die neuesten Untersuchungen Breßlau einige Klarheit darüber geschaffen zu sein scheint.

Breßlau fand bei *Echidna* folgende ontogenetische Vorgänge. Bei

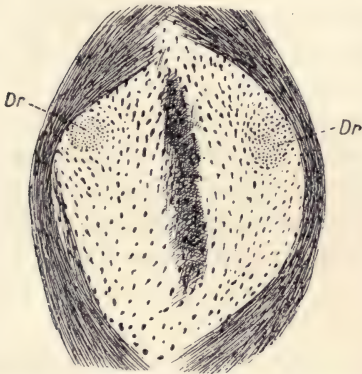


Fig. 414. Bruttaschenfeld eines *Echidna*-bruttaschenjungen von 45 mm Scheitelsteißlänge. (Nach Breßlau.)  
Dr Drüsenfeld.



Fig. 415. Kaudaler Bauchhautabschnitt eines 5 cm langen Beuteljungen von *Didelphys marsupialis*. Aus den lateralen Rändern der 3 kaudalen Marsupialtaschenpaare sind die Beuteltaschen gebildet. (Nach Breßlau.)

Embryonen zeigen sich zuerst zwei leistenförmige Epidermisverdickungen, die rechts und links des Bauches entlang ziehen, die Primäranlagen. Eine weitere Differenzierung der Haut ist in diesem Stadium nicht zu bemerken. Mit diesen Primäranlagen tritt der Embryo in das Bruttaschenleben ein. Bei diesem Übergang zeigen sich jedoch unabhängig von den Primäranlagen die ersten Anfänge der Bruttasche (Incubatorium), wie dies Organ zum Unterschied vom Beutel (Marsupium) der Beuteltiere zu benennen ist.

Bei der Weiterentwicklung des Bruttaschenjungen nun treten innerhalb der Primäranlagen zwei Bezirke auf, die sich zunächst durch Haarlosigkeit, bald aber durch übermäßigen Haarreichtum auszeichnen. Während die Primäranlagen sonst überall verstreichen, bilden sich die eben erwähnten Bezirke zu Drüsenfeldern um, indem an den Haaranlagen die Milchdrüsen hervorzusprossen beginnen. Diese Drüsenfelder (Fig. 414) stellen die ersten Bildungen dar, die bei *Echidna* im Verlauf der Entwicklung des

Mammarapparates — allerdings während langer Zeit nur als ganz indifferente Anlagen — in Erscheinung treten.

Breßlau deutet nun diese Befunde folgendermaßen. Die Primäranlagen haben zunächst mit den Mammarorganen nichts zu tun. Wir sehen sie ja nicht nur entstehen, sondern auch vergehen. Es sind Organe für sich, oder vielmehr die letzten Reste von solchen, die in der Stammesgeschichte der Säuger einmal eine Rolle gespielt haben. Ihrem frühen ontogenetischen Auftreten vor Anlage der Haare, Mammarorgane und des Beutels entspricht wohl auch ein phylogenetisch früheres Erscheinen. Sie sind also wohl von den Non-Mammalia-Ahnen der Säuger übernommen. Was konnten sie aber bei denen für einen Zweck haben? Auf der Umschau nach Ähnlichem findet Breßlau Analoga (nicht Homologa!) bei den Brutorganen der Vögel. Er sieht also in den Primäranlagen Reste von Brutorganen der Non-Mammalia-Ahnen der Säuger. Nun hatte Breßlau ferner gefunden, daß das durch die Primäranlagen abgegrenzte Feld zum größten Teil auch hautmuskelfrei war. Er meint nun, die Ahnen der Säugetiere mögen hier ebenfalls eine solche muskelfreie Stelle gehabt haben. Hier hinein aber, als Stelle geringsten Widerstandes, haben sich beim Brüten die Eier gedrückt, seien auch wohl allmählich zwischen die Muskeln eingepreßt und dann mit herumgetragen worden, und so habe sich allmählich eine Bruttasche gebildet (vgl. Pinguine S. 480). Als letzter Rest dieses Ursprungs sei heute noch der Sphincter inculatorii bzw. marsupii bei Echidna und den Beuteltieren vorhanden.

Nun sei das Ei in dieser Bruttasche ausgebrütet worden und die Jungen, die des Schutzes halber noch länger darin gewelt hätten, hätten angefangen, das Sekret der Bauchhautdrüsen, die durch die starke Blutzufuhr an dieser Stelle sowieso schon übernährt waren, aufzulecken. Und infolge dieses doppelten Reizes hätten sich diese Drüsen dann allmählich zu Milchdrüsen entwickelt. Die Absonderung, globulin- und albuminhaltige Sekrete, findet sich noch sonst bei Hautdrüsen, z. B. bei Cephalophus.

Aus dieser Darstellung schwinden vollständig die „Mammartaschen“ der früheren Autoren, Einsenkungen des Drüsenfeldes, die noch bei Echidna zur Aufnahme des Jungen dienen und aus deren Verschmelzung dann bei den Beuteltieren der Beutel entstanden sein sollte. Vielmehr liegt nach diesen Untersuchungen das Drüsenfeld stets in einer Ebene mit der Hautoberfläche und ist nie eingesenkt. Die Bruttasche aber ist ein Ding für sich, dessen Anlage gar nichts mit den Mammae zu tun hat, wie seine ontogenetisch ihnen vorhergehende Entstehung zeigt, eine Ansicht, die übrigens schon Ruge vertreten hatte.

Ihren ersten Stoß erhielt übrigens die ältere Darstellung durch H a a c k es erstmaligen Nachweis eines Brutbeutels bei Echidna im Jahre 1884. Dann zeigte S e m o n, daß der Beutel der Jungen wieder verstreicht und erst bei



der Trächtigkeit wieder erscheint und nach deren Ablauf wieder bis zur nächsten Trächtigkeit verschwindet.

Weiter erlitt aber auch die bisher angenommene Einheitlichkeit der Entstehung des Mammarapparates eine Widerlegung, indem Breßlau nachweisen konnte, daß der Brutbeutel der Beuteltiere aus Taschenbildungen, „Marsupialtaschen“, hervorging, die im frühesten Stadium jede Zitzenanlage umgeben. Durch Verschmelzung ihrer äußeren Ränder und Verstreichen ihrer inneren Falten kommt bei ihnen das Marsupium zustande (Fig. 415), während es bei *Echidna* durch Einsenkung des innerhalb des Sphincter incubatorii gelegenen Bruttaschenfeldes gebildet wird, so daß beide Organe als verschiedene Bildungen auch verschiedene Namen haben müssen.

Auch bei den Marsupialiern geht der Bildung der Mammaranlagen die Entwicklung von Primäranlagen voraus. Aus ihnen differenzieren sich die Mammaranlagen. Diese entwickeln sich zu Zitzen, Organen, die den Monotremen, bei denen die Milchdrüsen frei auf dem Drüsenfeld münden, noch fehlen. Aber die Entwicklung der Milchdrüsen schlägt bei Monotremen und Marsupialiern so frühzeitig andere Bahnen ein, daß an eine Homologisierung beider nicht gedacht werden kann. Deshalb sieht sich auch Breßlau genötigt, „die monophyletische Ableitung der Marsupialier und Placentulier und deren Mammarydrüsen fallen zu lassen“ und zu dem Satze Gegenbaurs zurückzukehren: „Die Drüsen des Mammarapparates der Monotremen sind andere als die der übrigen Säugetiere.“ Da aber diese einheitlicher Entstehung sind, so bilden die übrigen Säugetiere einen zusammengehörigen Zweig für sich, der phylogenetisch nicht durch die Monotremen hindurchgegangen ist.

Bei Monodelphia verläuft die Bildung des Mammarapparates ähnlich wie bei den Beuteltieren. Natürlich unterbleibt bei ihnen die Beutelbildung vollständig. Was als Beutelrest bei höheren Säugern angesehen ist, z. B. Reste des Sphincter marsupii, beruht nur auf falscher Deutung oberflächlicher Ähnlichkeiten. Für die Inguinaltaschen der Antilopen und die Hauttasche in der Leistengegend des Schafes war es ja schon lange nachgewiesen, daß es sich um eine Faltenbildung der Haut mit lokaler Drüsenanhäufung, „Schmiergruben“, handelt. Es muß also jede Behauptung, daß die Placentalier ein Beuteltierstadium durchgemacht haben, fallen gelassen werden. Die Entstehung des Mammarapparates beginnt auch bei ihnen mit der Bildung von Primäranlagen, das sind die schon längst als Milchleiste und Milchlinie bekannten Bildungen. Aus ihnen differenzieren sich die Mammaranlagen. Die daraus hervorgehenden Zitzen entwickeln sich aber selbständig, nicht nach dem Typus wie bei den Beuteltieren, so daß sie selbständige Erwerbungen der Placentalier, nicht etwa von Marsupialiern überkommene

Gebilde darstellen. Dagegen sind die Milchdrüsen bei beiden vollkommen homolog.

Beide Male, bei Monodelphiern und Didelphiern, entsteht ursprünglich eine sehr hohe Zitzenanzahl. So finden wir gerade bei primitiven Säugern eine sehr hohe Zitzenzahl, bis 25 bei Peramys und 22 bei Centetes, die in jeder von beiden Unterklassen selbständig reduziert wurden. Partielle Reduktion, die bis auf eins jederseits gehen kann, erklärt ihre verschiedene Lage bei den verschiedenen Säugern. Verkümmert der vordere Teil, so erhalten wir die abdominale und inguinale Lage (Karnivoren, Insektivoren, (Rodentia) oder allein inguinale Lage (Perissodactyla, Cetaceen, Artiodaktylen). Ferner können sich nur die pectoralen Mammae halten (Affen, Fledermäuse usw.) und schließlich können noch Verschiebungen eintreten nach der Achselhöhle (Manis, Galeopithecus, einige Fledermäuse und Nager) oder auf dem Schenkel (Capromys), dem Rücken (Myopotamus) oder dem Steiß (Solenodon).

So ergibt sich denn für die Geschichte des Mammarapparates folgendes Resultat. Von Non-Mammalia-Ahnen mit Brütorganen entwickelten sich einmal die Monotremen. Einer ihrer Zweige (Echidna) erwarb zur Bergung der Eier eine Bruttasche, ein anderer (Ornithorhynchus) nicht. Das andere Mal Tiere mit Zitzen. Von diesen hypothetischen Tieren nahmen selbständig Didelphier und Monodelphier ihren Ursprung. Innerhalb der Didelphier bestand das Bedürfnis, die sehr unvollkommen geborenen Jungen am Leibe zu tragen<sup>1)</sup>. Sie hingen nach der Geburt an den Zitzen. Es mag sich nun durch das Säugen oder den vom Mund des Jungen geübten Druck um jede Zitze eine Ringfalte gebildet haben, die nun ihrerseits half, das Junge mitzuhalten. Bei weiterer Ausbildung mögen dann diese Taschen zu einem einheitlichen Beutel zusammengefloßen sein. Wenn dies auch nur eine theoretische Erwägung ist, so steht doch soviel fest, daß der Beutel der Beuteltiere nichts Ererbtes, sondern etwas innerhalb des Stammes selbständig Erworbenes ist. Dies erklärt auch, wieso der Beutel gerade bei den primitivsten Beuteltieren so vielfach fehlt, es erklärt aber auch die Mannigfaltigkeit der Form des Beutels, der sich bald nach vorne, bald nach hinten, bald in der Mitte öffnet. Die Lage dieser Öffnung ist dann wohl von der Körperhaltung der Tiere abhängig gewesen.

**Haarkleid.** Schon bei der äußerlichen Betrachtung eines Säugetieres fällt uns ein sehr wichtiges Charakteristikum auf, nämlich das Haarkleid. Hierdurch sind die Säuger von allen anderen Wirbeltieren so scharf unterschieden, daß sie Oken danach als „Haartiere“ den übrigen gegenüberstellen wollte. Und in der Tat gibt es nur wenig Säuger, denen Haare vollständig fehlen. In schwachen Resten sind sie wohl immer vorhanden. Daß übrigens die Rückbildung des Haarkleides unter den verschiedensten

<sup>1)</sup> Die Marsupialier stammen wahrscheinlich von baumbewohnenden Vorfahren ab, was dieses Bedürfnis erklärlich macht.



äußeren Verhältnissen vor sich gehen kann, zeigt schon eine oberflächliche Durchsicht der haararmen Säuger. Wir nennen als solche Elephas, Rhinoceros, Hippotamus, Walfische, Gürteltiere, Heterocephalus, einen unterirdisch lebenden afrikanischen Nager, und die Fledermaus Cheiromeles. Die übrigen haben ein wohlentwickeltes Haarkleid. Dieses, seine Zusammensetzung, Entstehung und Bedeutung wollen wir jetzt ein wenig betrachten.

Der gewöhnliche Sprachgebrauch unterscheidet das lange, geradegestreckte, stärkere Stichel- oder Grannenhaar vom kurzen, dünnen, gewundenen Wollhaar. Dazu kommen noch die starken, der Sinnesempfindung dienenden Vibrissen oder Sinushaare, wie sie von der Oberlippe vieler Säuger her als Tast-, Schnurr- oder Spürhaare bekannt sind, die sich aber auch, wie wir sehen werden, noch an anderen Körperstellen finden können.

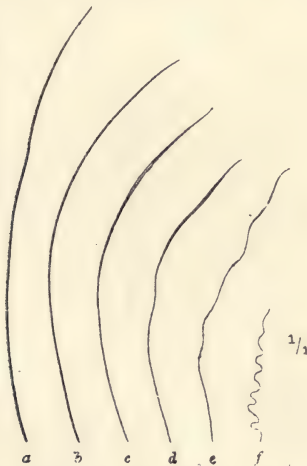


Fig. 416. Haare von *Vulpes vulpes* L. (Nach K. Toldt jr.)  
 a Leithaar; b Übergangsform zum Grannenhaar; c, d schwächeres Grannenhaar; e stärkeres, f kurzes, zartes Wollhaar.

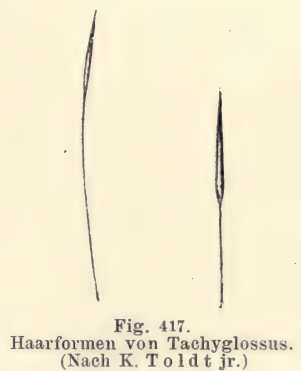


Fig. 417.  
 Haarformen von *Tachyglossus*.  
 (Nach K. Toldt jr.)

Eine genauere Untersuchung aber, wie sie z. B. Toldt am Haarkleid des Fuchses vorgenommen hat, zeigt, daß wir am Körper mehrere verschiedene Haarsorten finden, die aber nicht unvermittelt nebeneinander stehen, sondern durch Übergänge miteinander verbunden sind. Er unterscheidet jetzt außer den oben genannten Haarsorten noch eine dritte, die er Leithaar nennt (Fig. 416). Das Leithaar ist gewöhnlich länger als das Grannenhaar, von oben bis unten gleich dick, nicht wie das Grannenhaar über der Basis zur Granne verdickt, und es ist spärlicher. Auch scheint es keine Beziehung zu der später zu besprechenden Schuppenstellung der Haare zu haben, sondern die Leithaare stehen einzeln.

Dieses definitive Haarkleid ist übrigens wesentlich verschieden von dem Embryonalhaarkleid, das alle Säuger im Mutterleib erwerben und mit dem die meisten geboren werden. Daher kommt es, daß die Jungen oft ganz

anders gefärbt sind als die alten Tiere. Die Lebensdauer dieses ersten Haar-  
kleides ist verschieden; während es beim Fuchs, nach T o l d t, bis vierzehn  
Wochen bestehen bleiben kann, wird bei dem Menschen das Embryonalhaar-  
kleid — Lanugo, wie es hier heißt — schon im Uterus etwa im achten Monat  
abgestoßen und durch das Wollhaarkleid ersetzt, das der Neugeborene trägt.

Die Haare selbst sind Horngelbe, welche auf Papillen der Lederhaut  
sitzen, ganz wie die Schuppen der Reptilien, mit denen sie auch die gleiche  
ontogenetische Entstehung haben und denen sie wohl auch morphologisch  
homolog sind, eine Ansicht, die freilich nicht von allen Forschern geteilt  
wird. Mit seinem unteren, verdickten Ende, der Haarwurzel, steckt das  
Haar in einer Einsenkung der Haut, dem Haarbalg. Dieser kann einen  
Blutsinus enthalten, wodurch das Haar zum Sinushaar wird. In den meisten  
Fällen ist das Haar glatt und von rundem, ovalem, elliptischem oder zylin-

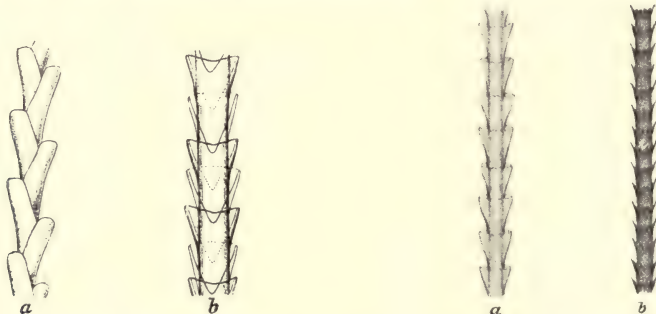


Fig. 418.

Fig. 419.

Fig. 418 und 419. Fledermaushaare. (Nach K. T o l d t jr.)

Fig. 418. Rückenhaar von *Glossophaga soricina* Pall, a von der Schmalseite, b von der Breitseite.

Fig. 419. *Molossus obscurus* Glosso, a basale, b epikale Hälfte eines Rückenhaares.

drischem Durchschnitt. Doch können sie auch in seltenen Fällen, wie bei den  
Fledermäusen (s. Fig. 418), seitliche Fortsätze bilden, keulenförmige Ver-  
dickungen am Ende haben, wie bei *Tachyglossus* (s. Fig. 417) usw. Ist das  
Haar verstärkt, wird es zur Borste, bei noch größerer Verdickung zum Stachel.

Fragen wir nun nach der Bedeutung des Haarkleides, so liegt heute sein  
Wert offenbar darin, daß es als schlechter Wärmeleiter den Einfluß schnellen  
Temperaturwechsels mildert, dann aber überhaupt schützt, und zwar nicht  
nur gegen Kälte, sondern auch gegen andere äußere Einflüsse. Dies zeigt  
das dichte, wollige Haarkleid vieler Tropicentiere, wie der Faultiere, vieler  
Lemuren, die lange dichte, zottige Behaarung am Unterarm der Gorillas,  
der lange Pelz und Schwanzbehaarung des Ameisenbären u. a. m. Der  
Schutz gegen Kälte ist wohl besonders der Zweck des Wollhaarkleides,  
denn gerade dessen Ausbildung nimmt bei Tieren, die niedrigen Tempera-  
turen ausgesetzt sind, zu.

Ein Teil der Haare, die sogenannten Tasthaare, haben sich noch in den  
Dienst des Gefühlssinnes gestellt. Am bekanntesten davon sind ja die



Schnurrhaare. Besonders bei unterirdischen oder im Gestrüpp lebenden Tieren spielen sie eine große Rolle, und das Experiment hat gezeigt, daß z. B. Katzen, denen die Schnurrhaare abgeschnitten waren, in ihren Bewegungen äußerst unsicher wurden. Diese Haare scheinen beim Durchschlüpfen kleiner Öffnungen bei Katzen, Wiesel n usw. zur Ausmessung zu dienen, ob der Raum groß genug ist, den Körper durchzulassen. Derartige Tasthaare finden sich auch an anderen Stellen des Körpers z. B. oberhalb des Carpus. Die letzteren finden sich nach Beddard bei sehr zahlreichen Säugern, ohne daß irgend eine Gesetzmäßigkeit in ihrem Auftreten gefunden werden kann; sie sind z. B. beim Löwen vorhanden, fehlen aber beim Tiger.

Neuerdings hat Breßlau Sinushaare in je einer Reihe an den Bauchseiten der Eichhörnchen gefunden, die sich vom Mammarapparat herleiten und den Tieren beim Klettern wichtige Dienste leisten als Tastorgane.

Einer Tastfunktion dienen wohl auch die einzelnen längeren Haare, die sich bei vielen kleineren, dicht am oder im Boden lebenden Säugetieren, wie Kaninchen, Hase, Fuchs, Klippschleicher über den ganzen Körper zerstreut finden, die Leithaare T o l d t s.

Die schützende Funktion der Stacheln ist ohne weiteres klar. Stacheln wurden in ganz verschiedenen Abteilungen der Säuger unabhängig erworben, so vom Schnabeligel unter den Monotremen, vom Igel unter den Insektenfressern, vom Stachelschwein unter den Nagern u. a.

Weniger klar ist die Bedeutung des Schwanzstachels, den der Löwe besitzt, der aber auch beim Puma, Leoparden und bei einigen Affen vorkommen soll, während der nagelähnliche Schwanzstachel von Macropus unguifer teils zum festeren Aufstützen, teils zum Schutze dient.

Zum Schutze, wohl hauptsächlich bei den Kämpfen mit den eigenen Artgenossen, erwarben wohl auch die männlichen Löwen die Mähne, Luchs, Tiger und die Männchen anderer Katzen die langen Backenbärte. Bekannt ist es ja, daß gerade diese Tiere sich mit gewaltigen Ohrfeigen zu Leibe gehen.

Über den Wert der Mähne anderer Tiere, wie Gnu, Goral, Pferd, ist es nicht ganz leicht, Gewißheit zu bekommen. Manchmal kommt sie nur im männlichen Geschlecht vor und mag dann eine Bedeutung als sekundärer Geschlechtscharakter haben, wie das verlängerte Rückenhaar, „der Bart“, des Gamsbockes, die Halsmähne der männlichen Wildschafe, der Mantel mancher Affen, der Bart des Ziegenbockes. Beim Gnu mag die hängende Mähne vielleicht als Abwehrmittel gegen Fliegen dienen, doch gilt das kaum von der stehenden der Wildpferde. Sicher dient dagegen die Schwanzquaste oder der langbehaarte Schwanz vieler Tiere diesem Zweck. Und es ist interessant, in zoologischen Gärten zu beobachten, wie die Esel mit ihrem bequasteten Schwanz ganz andere Bewegungen ausführen als die Pferde mit ihrem vollbehaarten. Die Esel wedeln nur in einer Ebene damit hinter

den Keulen, es fehlt ihrem Schwanz die nach vorwärts führende Bewegung, die das Pferd, aber auch das Gnu mit ihren langbehaarten Schwänzen ausführen; dafür verwenden die Esel in viel höherem Grade die Füße zur Abwehr lästiger Insekten.

Schließlich ist hier auch der aufrichtbaren Rückenmähne vieler Raubtiere, wie Wölfe, Zibetkatzen, Hyänen, freilich auch der Schweine zu gedenken. Da diese meist in der Wut gestellt werden, haben sie wohl den Zweck, das Tier größer und damit seinen Gegnern furchtbarer erscheinen zu lassen. Wer denkt dabei nicht an den gekrümmten Buckel mit den nach allen Seiten wegstarrenden Haaren der vom Hunde angegriffenen Katze!

Wir haben nun die verschiedene Bedeutung des Haarkleides kennen gelernt. Welches mag die Ursache zu seiner Erwerbung gewesen sein? Die ursprüngliche Schuppenbedeckung des Säugetierkörpers ist heute wohl kaum mehr zweifelhaft. Diese ursprüngliche Schuppenbedeckung findet sich noch bei vielen Säugern, namentlich am Schwanz der Muriden und anderer Rodentiere, bei *Macropus*, *Pterogale*, *Anomalurus* und *Myrmecophaga jubata*. Sehr oft treten diese Schuppen zusammen mit Haaren auf (bei *Myrmecophaga* ausnahmsweise sogar mit einer buschigen Behaarung des Schwanzes). Nach *Reh's* Untersuchungen ist das bei einigen hundert Säugetieren der Fall. Da finden sich denn nun die Haare stets hinter dem freien Rand der Schuppen, und zwar in der Regel in Gruppen zu dreien. Gewöhnlich sind ja bei den Säugern auch diese erwähnten letzten Reste der Schuppenbekleidung, die nur bei *Manis* und den *Dasypodiden* noch den ganzen Körper bedecken, verschwunden. Meistens ist aber auch dann noch die Anordnung der Haare so geblieben, als ob sie noch hinter Schuppen ständen. Diese Schuppenstellung ist am Embryo von *Thryonomys* (*Römer*) und *Erethizon* (*Loweg*) besonders deutlich, da hier die Haare in regelmäßigen alternierenden Gruppen von drei bis zwölf Haaren stehen, welche unbedingt den Anschein erwecken, als ob sie hinter Schuppen stünden; denn die Haut zwischen den einzelnen Gruppen ist haarlos. Doch ist von Schuppen keine Spur mehr vorhanden. Nur beim Fuchs lassen sich, nach *Toldt*, noch schuppenförmige Profilierungen der Haut erkennen, hinter denen die Haare hervortreten (s. Fig. 420).

Nun sollte nach der landläufigen Vorstellung die ehemalige Schuppenbekleidung der Säugetiere allmählich durch Haare ersetzt sein zu einer Zeit, als die Abkühlung auf der Erde weit vorgeschritten war, um so einen Wärmeschutz zu erzielen. Die Haare stellen also nach dieser Ansicht eine Anpassung an kaltes Klima dar. So läßt *Haacke* die Säugetiere erst Blutwärme und dann zur Erhaltung der Körperwärme das Haarkleid erwerben.

Dieser Ansicht kann ich mich nicht ohne weiteres anschließen, denn einmal scheint mir diese Theorie nicht auszureichen, da sie die Entstehung der Blutwärme nicht genügend motiviert. Dann zeigen auch Säugetiere



in den Tropen manchmal recht kräftigen Haarwuchs, z. B. die Lemuren des madagassischen Urwaldes, die amerikanischen Wollaffen (*Lagothrix*) u. a. Ferner aber konnte beim Haarkleid zu einer Zeit, als die Haare spärlich und klein, die Schuppen aber groß waren, wie etwa heute beim Schuppen- oder Gürteltier, von einem Wärmeschutz keine Rede sein. Dagegen wissen wir, daß auch heute noch die gewöhnlichen Haare nebenbei als Sinnesorgane fungieren, da sie stets gut innerviert sind.

Eine nächtliche Lebensweise ist nun gerade ein Charakteristikum der ursprünglichsten Säuger. Da läßt sich denn annehmen, daß auch ihre nächsten Vorfahren Nachttiere waren. Diese Tiere, deren einer Orientie-



Fig. 420. Oberfläche eines kurzgeschorenen Hautstückes aus der Hüftgegend eines 9 Monate alten Fuchses. (Nach K. Toldt jr.)

rungssinn, das Gesicht, durch die nächtliche Lebensweise behindert war, mußten nun zur Orientierung einen anderen Sinn entwickeln. Dies war der Tastsinn, vermöge dessen wir uns ja selbst mit vorgestreckten Armen in dunklen Räumen orientieren. Da waren es nun kleine Partien der Schuppen, die sich aufrecht stellten und so mit dem einen Ende über die Umgebung hervorragten, also leichter von äußeren Reizen getroffen wurden, mit dem anderen aber bis tief in das Corium einsanken und so den dort verlaufenden Nerven die Reizempfindung mitteilen konnten. Nun drangen auf den Körper auf einmal eine Fülle neuer Reize ein. Diese mußten zum Hirn geleitet und dort verarbeitet werden, wovon wohl der erste Reiz zum Wachstum des Gehirns ausging. Andererseits wirkte die gesteigerte Reizempfindung auch erhöhend auf die Lebensenergie ein, diese ihrerseits machte einen erhöhten Stoffwechsel erforderlich und führte wohl so allmählich zur Warmblütigkeit. Da nun aber die Gefahr vorlag, daß das Tier

fortwährend von seiner eigenen Wärme an die umgebende kältere Temperatur abgab, also einen fortwährenden Kraftverlust erlitt, machte sich eine Umhüllung des Tierkörpers mit einer schlecht wärmeleitenden Schicht nötig. Und aus diesem Bedürfnis heraus wurde erst sekundär das ursprüngliche Sinnesorgan zu einem den ganzen Körper bedeckenden Wärmeschutz, einem Fell, das aber nebenbei auch heute noch immer dem Tastsinn dient, nicht bloß in den besonders dafür ausgebildeten Haaren, sondern in seiner Gesamtheit. Wenn heute einigen Säugern die Haare fehlen, so handelt es sich stets um Rückbildung als Anpassung an bestimmte Lebensweise. Aber auch dann läßt sich eine ursprüngliche Haarbedeckung wenigstens in Spuren noch nachweisen.

Dieser Gedanke, daß das Haar ursprünglich der Reizempfindung diene, liegt auch in M a u r e r s Hypothese, welche die Haare aus den Epithelknospen der Amphibien ableitet. Eine der Hauptschwierigkeiten dieser Ansicht liegt aber außer anderem darin, daß die Haare über den ganzen Körper, die Epithelknospen aber nur auf einen schmalen Gürtel längs der Körperseiten verteilt sind (vgl. Fig. 71, S. 192). Auch scheint mir die begrenzte Lebensdauer der Haare, abgesehen von ihrer ontogenetischen Entstehung, die einen Haarwechsel nötig macht, für ihre Homologisierung mit den Schuppen der Reptilien zu sprechen<sup>1)</sup>.

Der Haarwechsel kann entweder ein fortwährender oder ein periodischer, von Jahreszeiten bedingter sein, bei dem ein dünneres Sommer- bzw. Trockenzeitskleid mit einem dichteren Winter- bzw. Regenzeitskleid wechselt. Letzteres ist wohl das ursprüngliche, da es noch am meisten an die Häutung der Reptilien erinnert, bei welcher die ganze Oberhaut auf einmal erneuert wird.

Bei der Bedeutung des Haarkleides ist natürlich auch für dessen Reinhaltung gesorgt. Gewöhnlich dienen dazu schon vorhandene Organe, wie die Zunge (Katze) oder die Hände (Mäuse), die zweite und dritte syndactylen Zehen der Känguruhs, ihr „Putzhändchen“; manchmal finden sich auch besondere Einrichtungen dafür: die eigentümliche Gestaltung der Schneidezähne der Lemuren, Galeopithecus, Rhynchocyon u. a. (vgl. S. 688). Und wenn bei den Procaviiden allein die innere freie und bewegliche Zehe — die anderen sind bis zum Huf verbunden — einen Nagel trägt, so sieht man darin wohl mit Recht eine Reinigungskralle. Vielleicht ist auch die Hornplatte, die sich beim Biber an der zweiten Zehe des Hinterfußes nach innen unter dem normalen Nagel findet, hierherzuzählen.

<sup>1)</sup> Fernere Homologisierungsversuche der Haare sind noch

Haare = gewisse Gebilde der Kaltblüter, wie Perlausschlag von Cyprinus und Haare = Zähne und Placoidstacheln der Selachier.



## 10. Urogenitalsystem.

**Innere Geschlechtsorgane.** Auch die Unterschiede im Urogenitalsystem bahnen sich erst allmählich in der Klasse der Säugetiere an. Bei den Monotremen (Fig. 421 A) treffen wir noch ganz die Verhältnisse wie bei den Reptilien. Die Ausführungsgänge münden in den Darm ein, so daß eine Kloake gebildet wird. Die Müllerschen Gänge, von denen nur zwei als Eileiter und Uterus bezeichnete Abschnitte unterschieden werden, bleiben getrennt. Im Eileiter wird die Eiweißschicht, im Uterus die Schale für das Ei abgeschieden.

Bei allen anderen Säugern sondert sich die Kloake durch eine Scheidewand (Damm) in einen dorsalen, die Mündung des Darmes (After), und einen

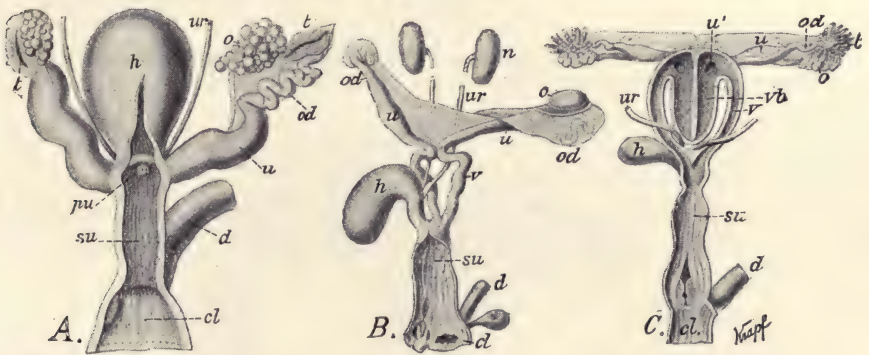


Fig. 421. Weiblicher Geschlechtsapparat von A *Echidna aculeata*, B *Didelphys dorsigera*, C *Phascolomys wombat*. (Nach R. Hertwig.)

cl. Kloake; da. Darm; h Harnblase; n Niere; o Ovar; od. Ovidukt; pu Mündung der Ureteren; su. Sinus urogenitalis; t Ostium abdominale tubae (Mündung des Eileiters in die Leibeshöhle); u Uterus; u' Mündung desselben in die Vagina; ur. Ureter; v Vagina; vb. Vaginalblindsack.

ventralen, die Mündung des Urogenitalsystems aufnehmenden Abschnitt. Doch bleiben bei den Beuteltieren und einigen Insektenfressern immer noch Reste einer Kloake erkennbar. An den Müllerschen Gängen werden drei Abschnitte, Eileiter, Uterus und Scheide (Vagina), unterschieden. Bei den Beuteltieren (s. Fig. 421 B) kommt es dann zu einer Annäherung der Müllerschen Gänge in der Gegend von Uterus-Vagina-Grenze und sogar zu deren Verwachsung mit allerdings nachmaliger Trennung und getrennter Mündung (s. Fig. 421 C). An der Verwachsungsstelle entsteht dann ein unpaarer Blindsack, der jedoch auch als dritte unpaare Scheide nach unten durchbrechen kann. Bei den Placentalia sind die Scheiden stets zu einer verwachsen, die Uteri können dann getrennt bleiben (Uterus duplex) (s. Fig. 421), oder sie verwachsen an ihrem unteren Ende, jedoch unter Beibehaltung der trennenden Scheidewand (Uterus bipartitus) (Fig. 423), oder die Scheidewand schwindet (Uterus bicornis), bis es schließlich wie beim Menschen zu einem vollkommen einheitlichen Uterus (Uterus simplex)

(s. Fig. 422) kommt. Interessant ist, daß beim Menschen noch alle die verschiedenen Stadien der Verschmelzung der Müller'schen Gänge als Anomalien, von der doppelten Scheide und doppeltem Uterus an, gefunden werden.

Im männlichen Geschlecht macht sich eine Umgestaltung anderer Art

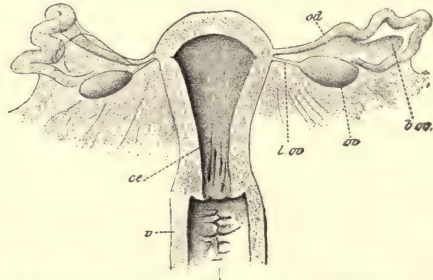


Fig. 422. Weibliche Geschlechtsorgane von *Inuus cynomolgus*. (Nach Gegenbaur.)  
*ov.* Ovar; *b. ov.* Bursa ovarica; *l. ov.* Ligamentum ovarii; *od* Eileiter; *ce* Os uteri; *v* Scheide.

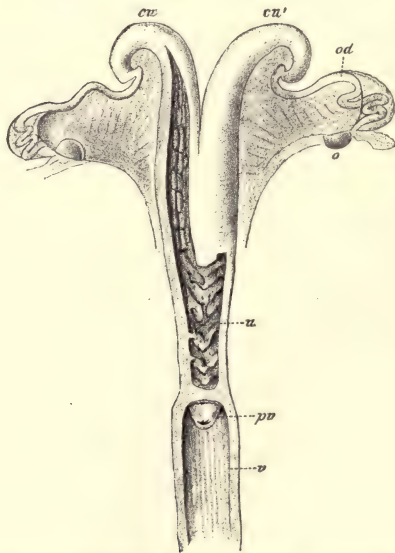


Fig. 423. Weibliche Geschlechtsorgane von *Ovis aries*. Beiderseits ist die Bursa ovarica dargestellt. (Nach Gegenbaur.)  
*o* Ovar; *od.* Ovidukt; *cu, cu'* Hörner des Uterus; *u* Uterus; *pv.* Proccessus vaginalis; *v* Vagina.

geltend. Schon bei den Weibchen findet eine Verlagerung, eine Abwärtswanderung der Ovarien in die Beckengegend statt. Die Hoden erfahren noch eine weitere Verlagerung, wobei sie außerhalb der Leibeshöhle zu liegen kommen, in einer nach außen vorgestülpten Tasche der Leibeswand, „dem Hodensack“. Dieser Descensus testiculorum ist jedoch erst eine innerhalb der Säugetiere erworbene Neuerung, die den Monotremen, Elefanten, Procavia und anderen noch fehlt. Bei anderen tritt er erst zur Zeit der Geschlechts-



reife ein oder die Hoden treten periodisch nur während der Brunstzeit aus der Leibeshöhle heraus (Rodentia, Insectivora, Chiroptera und einige Affen).

**Äußere Geschlechtsorgane.** Auch die äußeren Geschlechtsorgane, wenigstens der Penis, erfahren eine Weiterbildung. Bei den Monotremen noch gespalten (bei *Echidna* in zwei, bei *Ornithorhynchus* in vier

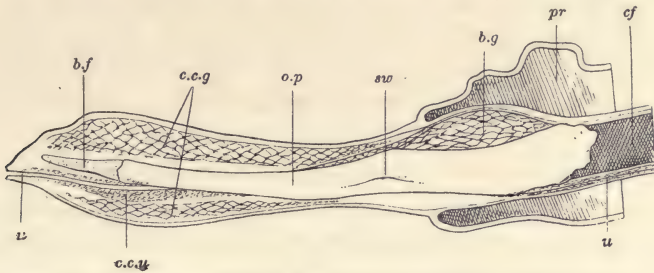


Fig. 424. Längsschnitt durch den Penis des Pudels. (Nach Pohl.)

u Urethra; b.f. Bindegewebsfortsatz; c.c.u. Corpus cavernosum urethrae; c.c.g. Corpus cavernosum glandis; o.p. Os penis; sw. Seitenwulst; b.g. Bulbus glandis; pr. Praeputium; c.f. Corpus fibrosum.

Lappen) und auch bei einzelnen Beuteltieren, ist er bei allen übrigen Säugern (mit Ausnahme von *Aplodontia rufus*) ein einheitliches Gebilde, das bei allen Säugern, mit Ausnahme der Monotremen, wo es nur zur Leitung des Spermas dient, Sperma und Harn in einer geschlossenen Röhre ableitet. Neu ist



Fig. 425. Os penis von *Procyon lotor*. (Nach Pohl.)

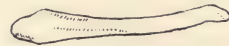


Fig. 426. Penisknochen von *Siamanga syndactylus* Desmar. (Nach Gerhardt.)

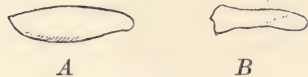


Fig. 427. Clitorisknochen von Fig. 427A *Siamanga syndactylus* Desm. und von Fig. 427B *Simia satyrus* L. (Nach Gerhardt.)

ferner außer der geschlossenen Harn-Samen-Röhre das Auftreten von den Monotremen noch fehlenden Schwellkörpern (*Corpora cavernosa*), die durch kavernös ausgeweitete Kapillaren gebildet werden (s. Fig. 424). Auf Reizung füllen sie sich mit Blut, wodurch der Penis an Länge und Rigidität zunimmt und so geeignet wird, in die Vagina eingeführt zu werden.

Das vordere, abgesetzte, als Eichel bezeichnete Ende des Penis kann recht verschieden gestaltet, ja sogar zur Erhöhung des Reizes mit

Stacheln versehen sein (bei Rodentia, Insectivoren, Carnivoren u. a.). Einem ähnlichen Zweck dient wohl auch der Penisknochen (*Os penis* s. *glandis*), die verknöcherte Fortsetzung des Septum des Corpus fibrosum in der Eichel, zumal wenn er, wie bei einigen Nagern und Fledermäusen, so oberflächlich liegt, daß er bei der Erektion hervorragt oder gar, wie bei *Citellus*, während der Brunst frei aus der Haut heraustritt. Sonst findet sich ein *Os penis* (s. Fig. 424—426), dem häufig auch eine Verknöcherung in der Klitoris (s. Fig. 427) entspricht, bei Carnivoren, Insectivoren, Prosimiern und Affen, wie z. B. allen (*Hylobates*, cfr. Gerhardt) Menschenaffen.

Die Verschiedenheiten in diesem Knochen scheinen auch manchmal der Grund zu sein dafür, daß nahe verwandte und in einem Gebiet zusammenlebende Arten sich nicht kreuzen können, wie dies Eckstein für Stein- und Edelmarder vermutet.

Als Reizorgan ist vielleicht noch der von Gerhardt beschriebene und durch einen besonderen Muskel bewegte dorsale Anhang am Penis von *Dasyurus viverrinus* aufzufassen, der nicht von der Harnröhre durchzogen wird, ebenso auch wie der fadenförmige Anhang an der Eichel vieler Wiederkäuer.

Außerdem gehören dem Geschlechtsapparat noch eine große Anzahl Drüsen an, die teils ein schleimiges Sekret, teils ein stark duftendes absondern und bei der Begattung selbst als Schmierdrüsen oder mit ihrem Geruch zur Anlockung der Geschlechter dienen, eventuell als Stimulans bei der Begattung wirken.

**Begattungsakt.** Allen diesen Verschiedenheiten, denen Gerhardt eine eingehende Studie gewidmet hat, entsprechend ist auch der Begattungsakt selbst sehr verschieden. Bei vielen Tieren — ich folge hierbei Gerhardt — ist der Penis schon vor der Einführung in die Scheide erigiert, bei manchen erfolgt die größte Ausdehnung aber erst während des Koitus, wie bei Hunden, woraus sich bei ihnen das bekannte „Hängen“ erklärt.

Die Stellung ist meistens bei allen Säugetieren die gleiche. Das männliche Tier umfaßt mit seinen Vorderextremitäten das Hinterteil des Weibchens, hinter dem es auf den Hinterfüßen steht.

Nur die Tylopoden machen eine Ausnahme; bei ihnen sitzt das Männchen gewissermaßen auf den Keulen und hat vor sich zwischen den Beinen das liegende Weibchen.

Eine Begattungsstellung Bauch gegen Bauch wird vom Igel und vom Biber angegeben.

Nach Einführung des Penis in die Vagina kommt es zur Ejaculatio seminis, wozu meist Friktionsbewegungen nötig sind. Bei den Wiederkäuern fehlen solche jedoch, hier erfolgt sie im Augenblick des Sprunges.



Der Stoß, mit dem die Begattung vollzogen wird, ist bei den Hirschen so heftig, daß das weibliche Tier unter dem Männchen nach vorn gestoßen wird, während dieses plötzlich steil in die Höhe springt.

Bei der Hausmaus fällt nach der Begattung das Männchen vom Weibchen herab und bleibt wie erstarrt liegen.

Trotz der nahen Verwandtschaft ist die Begattung der Ratte von der der Maus abweichend, indem das Männchen oft hintereinander auf das Weibchen springt und dabei den Penis jedesmal in die Vagina stößt. Erst, wenn es dies einige Male wiederholt hat, erfolgt unter den üblichen Erscheinungen der eigentliche Begattungsakt.

Bei den Muriden und einigen anderen Nagern findet sich die Besonderheit der Ausstoßung eines Scheidenpfropfes, „bouchon vaginal“, bei der Ejakulation. Es ist dies eine zähflüssige, schnell gerinnende Masse, die hinter dem Sperma her in den Uterus eindringt und ihn so nach außen abschließt, so daß keine weitere Begattung stattfinden kann.

Nach einiger Zeit wird der Scheidenpfropf ausgestoßen.

Alle diese so verschiedenen Arten der Begattung, von denen sich bei Gerhardt eine ausführliche Zusammenstellung findet, haben natürlich ihre Ursachen. Aber es ist meist nicht möglich, die biologischen Vorgänge aus der Morphologie zu erklären. Ja, es kann sogar bei gleichem äußeren Bau der Geschlechtsorgane die Begattung recht verschieden verlaufen. Auch die biologische Bedeutung der verschiedenen Vorgänge ist unklar. Wir müssen uns mit Gerhards Auffassung begnügen, daß der Zweck der Begattung die Befruchtung ist, aber daß das Wie der Begattung der unwesentlichste Punkt für die Konzeption ist.

## 11. Trächtigkeitsdauer, Reifezeit und Alter.

Recht verschieden ist auch die Trächtigkeitsdauer.

Im allgemeinen dauert die Schwangerschaft bei großen Tieren länger als bei kleinen. Über die verschiedene Länge der Trächtigkeitsdauer der Säuger verdanken wir Heinroth eine interessante Zusammenstellung.

Die geringste Trächtigkeitsdauer ist die der Maus mit 21 Tagen, die höchste die des Elefanten mit 628 Tagen.

Heinroth zieht aus seiner Zusammenstellung folgende Schlüsse: Im allgemeinen führen die Nesthocker ein kürzeres Fötalleben als die Nestflüchter (Meerschweinchen 63 Tage, Kaninchen 28 Tage). Auch die Tiere, welche viele Junge bekommen, tragen kürzer als die mit wenig; so gehen Rinder 280 Tage, Schweine nur 120 Tage trächtig, aber Babirussa mit nur zwei Jungen 158 Tage. Auch dauert bei großen Tieren das Embryonalleben im allgemeinen länger als bei kleinen, wenn sonst alles gleich ist. Heinroth sieht nun eine lange Tragzeit für ursprünglich an. So trägt Anoa

einen Monat länger als seine nächsten Verwandten. Und bei diesem primitiven Rind konnte die ursprüngliche lange Trächtigkeitsdauer erhalten bleiben, weil in seiner Heimat Celebes eine Gefährdung durch Raubtiere fehlt.

Umgekehrt werden wir eine besonders lange Schwangerschaft als Anpassung an klimatische Verhältnisse bei Reh und Fledermäusen noch kennen lernen (vgl. S. 577—578).

Bei den Beuteltieren, wo die Jungen in einem ganz unfertigen, dem Embryonalstadium der höheren Säugetiere entsprechenden Zustande geboren werden, zeigen sich besondere „Larvenorgane“. Gleich nach der Geburt nimmt nämlich das Junge die Zitze in den Mund, dessen Ränder alsdann bis auf ein schmales, den Durchtritt der Zitze gestattendes Loch verwachsen. Das Junge hängt nun an der anschwellenden und bis in den Magen reichenden Zitze vermittels dieses „Saugmundes“ fest, der sich erst später wieder öffnet. Die intranariale Lage der Epiglottis gestattet auch während dieser Zeit eine Nasenatmung.

Der Eintritt der Reife ist gleichfalls bei den Säugern verschieden und scheint parallel mit der Größe zu gehen. Kleine Tiere, namentlich Nager, wie die Mäuse, sind schon mit zwei Monaten fortpflanzungsfähig, während Hunde dies erst mit dreiviertel Jahren und der Elefant erst mit einigen zwanzig Jahren wird. Zwischen diesen Extremen bewegen sich die übrigen Säuger.

Auch das Alter scheint parallel mit der Entwicklung zu gehen. Langsam wachsende große Säuger erreichen ein höheres Alter als solche, die klein bleiben und schnell das Ende ihrer körperlichen Entwicklung erreichen. So viele Jahre wie die Reptilien erreicht allerdings kein Säugetier. Der Elefant, dem ein Alter von 150 bis 200 Jahren zugeschrieben wird, steht jedenfalls an der Spitze. Und selbst das Durchschnittsalter des Menschen wird im allgemeinen von den übrigen Wirbeltieren nicht erreicht. Hunde können ausnahmsweise ein Alter von 20 Jahren erreichen, obwohl sie selten älter als 12—14 Jahre werden, Pferde ein solches von 40 bis 50 Jahren.

---



## II. Anpassungen an die Umgebung.

### 1. Klima.

**Kälte.** Von den Kaltblütern tritt keiner in die arktischen Gebiete ein. Die Reptilien erreichen mit *Lacerta vivipara*, die bis zum 75. Grad geht, und die Amphibien mit einem Molch und einigen Fröschen, wie *Rana temporaria*, den Polarkreis. Nur die warmblütigen Tiere, wie Vögel und Säuger, dringen über ihn hinaus in die eigentlich arktischen Gebiete.

Da die Säuger der Polargegenden keinen Winterschlaf halten, machen sich bei ihnen besondere Anpassungen an das eigenartige Klima nötig. Selbst solche Tiere, die in unseren Gegenden im Winter schlafen, sind dort die ganze Zeit hindurch rege. Vor den Unbilden des Klimas sind sie durch ihr Haarkleid geschützt. Das Extrem bilden wohl die rinderartigen Tiere, wie Moschusochs und der, wenn auch nicht im arktischen Gebiet, so doch in den nicht minder rauhen Hochebenen Tibets beheimatete Yak. Wie eine schützende Decke umhüllt das 60—70 cm lange Haar den ganzen Körper.

Die Anpassung des Felles an das hochnordische Klima läßt sich nicht besser ausdrücken, als wie es **Brauer** in seiner Betrachtung der arktischen Subregion, **Middendorff** folgend, tut: „Das Fell des Rentieres ist als der beste Schutz gegen den Wind und das Wetter der Polargegenden von den Eskimos wie von den Polarfahrern längst erkannt worden. Beim Lemming, Eisfuchs und Hasen zieht das lange seidige Haar, das über dem weichen, wolligen Grunde liegt, über den ganzen Körper, selbst die Zehen dicht bedeckend. Der Schwanz des Eisfuchses, in welchen er beim Zusammenkugeln das Gesicht versteckt, so daß er wie eine runde Pelzmasse erscheint<sup>1)</sup>, ist ungemein buschig entwickelt. — Die Anpassung ist aber noch weiter vorgeschritten; der dichte Pelz ist wieder in seiner Zusammensetzung bei den verschiedenen Tieren verschieden: Während die kleineren Tiere, welche sich dem Sturm und Schneetreiben dadurch entziehen, daß sie sich einfach einschneien lassen und unter der Schneedecke die Beruhigung der Gewalten abwarten, nur gegen ruhige Kälte den Pelz einrichten müssen, dieser des-

<sup>1)</sup> Die übliche Schlafstellung aller Caniden. (Der Verfasser.)

halb möglichst dicht und aus wolligem, langseidigem Haar zusammengesetzt sein muß, bedürfen die größeren Tiere, welche dem Sturm und Schneetreiben die Stirne bieten, sie über sich wegrasen lassen, eines groben, dicken, wenig wolligen Haarkleides. Die einzelnen Haare sind nun wieder, wie M i d d e n d o r f f für das Ren gezeigt hat, besonders gebaut, kommen einem aus Luftbehältern zusammengesetzten Apparat gleich, und ferner sitzt jedes Haar mit stark verdünntem, sagen wir lieber zugespitztem Wurzelende so dicht auf dem Fell auf, daß selbst der stärkste, widerhaarig wirkende Luftstrom nicht mehr als eine enge, kegelförmige Lücke im Pelz auseinanderzutreiben und auf deren Grund die Haut in kaum größerer Ausdehnung als ein Nadelstich zu treffen vermag.“

Zur Milderung der Kälte mag auch die Gewohnheit der Rentiere und Moschusochsen beitragen, sich dicht in einem Haufen mit den Köpfen nach innen zusammenzudrängen. Ihre Ausdünstung umhüllt die Tiere dann mit einer in der klaren Luft weithin sichtbaren Nebelwolke.

Auch diese nördlichen Tiere, wenigstens die Huftiere, mästen sich, wie unsere Winterschläfer, in dem kurzen arktischen Sommer eine Fettschicht an, von der sie im Winter zehren und die auch außerdem noch einen Wärmeschutz darstellt. Denn wenn die Rentiere auch in dem schaufelförmig verbreiterten Augensproß des Geweihes ein Mittel erworben haben, den Schnee wegzuschaukeln, um so zur Nahrung zu gelangen, so dürfte dies doch wohl bei der immerhin meterhohen winterlichen Schneedecke kaum eine genügende Ernährung sichern. Übrigens wird neuerdings diese Verwendung des Geweihes bestritten.

Die kleineren Nagetiere finden wohl in ihren Gängen unter der Schneedecke genügend Nahrung und den Raubtieren fehlt ja auch im Winter ihre Beute nicht. Einzig und allein vom Eisfuchs unter den arktischen Säugetieren ist es bekannt, daß er sich Vorräte anlegt.

Sehr interessant ist das Verhalten der Eisbären. Die Männchen und die geltgehenden Weibchen sind nach M i d d e n d o r f f s Beobachtungen den ganzen Winter munter. Die trächtigen Weibchen dagegen setzen im Herbst eine große Fettschicht an und lassen sich dann im Winter vollständig einschneien, so daß sie ringsherum mit Schnee bedeckt sind und nur ein schmaler, von der warmen Atemluft offen gehaltener Schornstein der Luft von außen Zutritt gewährt.

In dieser warmen Schneekammer werfen sie ihre Jungen. Und das im Herbst angesammelte Fett reicht aus, sie und die Jungen zu ernähren, bis im Frühjahr der Schnee schmilzt und sie so ins Freie gelangen können.

Das ist aber nicht, wie es scheinen könnte und auch gesagt worden ist, eine besondere Anpassung an das arktische Klima, sondern es ist eine Ausnutzung einer auch sonst den Bären zukommenden Eigenschaft. Denn



auch die braunen Bären verhalten sich im Winter ebenso (vgl. S. 582/583). Schon in der gemäßigten Zone wurde diese Eigentümlichkeit als Anpassung an den Winter erworben, nicht erst beim Eindringen in die arktische. Wir dürfen vielmehr annehmen, daß das Vorhandensein dieser Eigenschaft das Vordringen der Bären in die arktische Zone erst ermöglichte.

Die Tiere, die auf dem Schnee leben, brauchen besondere Einrichtungen, um nicht einzusinken. Wie sich der Mensch Schneereifen und Schneeschuhe anlegt, um die tragende Oberfläche zu vergrößern, so finden wir auch etwas Ähnliches beim Rentier. Anstatt der schmalen, spitzen Hufe unserer Hirsche besitzt es breite, weit auseinander spreizbare Hufe, und die Afterzehen berühren in einer Ausdehnung den Boden, wie bei keiner anderen Hirschart. Bei anderen Tieren mag die starke Behaarung der Fußsohle in ähnlicher Weise wirken. Beim Eisbär ist der größte Teil der beim braunen Bären nackten Fußsohle mit Haaren bedeckt. Den gleichen Zweck hat wohl auch die von Miller zuerst beobachtete Zunahme der Krallen und Krallensohlen von *Dicrostonyx* im Winter.

Wanderungen. Diese Fähigkeit, über den Schnee zu laufen, ermöglicht auch den Tieren, zu wandern. Alle arktischen Säugetiere wandern, aber nicht nur diese, sondern auch viele Tiere der gleich unwirtlichen und im Winter von gleich heftigen Schneefällen und Schneestürmen heimgesuchten innerasiatischen Hochsteppen. Wir müssen in diesen Wanderungen, die nur bei den Säugern dieser Länder vorkommen, eine Anpassungserscheinung sehen.

Zwar eine Veränderung des Gebietes der Tiere findet auch sonst statt. Bekannt ist, daß Hamster und Ziesel, ursprünglich östliche Steppenbewohner, mit der durch den Ackerbau geschaffenen Kultursteppe weiter nach Westen gewandert sind. Der Hamster, der 1870 noch Frankreich fremd war, ist jetzt auch dorthin eingewandert und hat schon Paris erreicht. Andere, waldliebende Tiere werden durch Rodungen verdrängt. So erleidet das Gebiet der einzelnen Arten eine ständige Umwandlung. Aber dieses langsame Vorrücken oder Zurückweichen meine ich nicht, sondern ich meine jene periodischen Wanderungen, bei denen sich große Scharen von Individuen derselben Art zusammentun und nun gemeinschaftlich nach bestimmten Richtungen wandern.

Von diesen Wanderungen müssen wir wieder zweierlei Arten unterscheiden, die jedoch nicht scharf zu trennen sind: solche, die regelmäßig eintreten und die Tiere von den Sommer- in die Winterquartiere führen, und solche, die periodisch statthaben und deren Ursachen wohl mit Übervölkerung und damit verbundenem Nahrungsmangel zusammenhängen. Dabei kommen die auswandernden Tiere nicht wieder zurück, sondern gehen meist zugrunde.

Solche gelegentlichen Wanderungen aus Nahrungsmangel können überall

vorkommen, sie werden sowohl vom Großwild und Elefanten des tropischen Afrika, wie von den Tieren des Nordens berichtet.

Hierzu gehören die so bekannt gewordenen Wanderzüge der Lemminge. Es handelt sich bei ihnen, wie *Middendorff*, dessen schönen Ausführungen ich hier folge, bemerkt, wohl um nichts, wie um starke Übervölkerung, welche ja auch bei unseren Mäusen zeitweilig eintritt und diese zur Auswanderung zwingt. Daher kommt es auch, daß die Wanderzüge der Lemminge durchaus nicht immer nur nach Süden zu führen brauchen. *Middendorff* hat sogar solche, die nach Norden gerichtet waren, getroffen.

In Sibirien scheinen alle Tiere zu wandern. „Wasserratten, Eichhörnchen, Hasen, ja sogar Siebenschläfer — also auch echte Winterschläfer — machen sich in Sibirien<sup>1)</sup> scharenweise zu gelegentlichen Wanderungen auf. Kein Wunder, daß die Raubtiere, welche, wie der Vielfraß, Wolf, Fuchs, Eisfuchs, Zobel und das Hermelin, auf Rentiere und Nager angewiesen sind, diesen auf ihren Zügen folgen und aus Streiftieren zu Wandertieren werden müssen,“ sagt *Middendorff*.

Eine ähnliche Wanderung beobachtete ja bekanntlich *Pallas* bei der Wanderratte, welche er nach einem Erdbeben in großen Scharen 1727 bei Astrachan über die Wolga schwimmen sah, womit das definitive Eindringen der Wanderratte nach Europa in Zusammenhang gebracht wird.

Eine ähnliche, allerdings viel unbedeutendere Wanderung wurde in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts in Rußland beobachtet. „Bis zum Ende der sechziger oder zum Anfang der siebziger Jahre — schon seit vielen Jahrzehnten — gab es südlich von der Wolga im Kasaner, Simbirsker, Saratower und Pensaer Gouvernement keine Elche. Ungefähr um jene Zeit erschienen Elche von Nordwesten her und gingen bis an die Südgrenze der großen Wälder des Saratower und Pensaer Gouvernements, wo sie zahlreich die Nadelwaldregion des rechten Suraufers, ebenso wie die Strecken des Nadel- und Eichenwaldes von Alatyrs besiedelten“ (*Shitkow*).

Gewöhnlich freilich führen derartige Wanderzüge nicht zur Ausbreitung des Gebietes der Art, sondern meist zum Tode der Auswanderer, da eine Rückkehr bisher mit Sicherheit wenigstens nicht nachweisbar ist, selbst für die Lemminge erscheint sie zweifelhaft.

Eine Ausnahme macht nur die Wurzelmaus (*Arvicola oeconomus*) nach *Pallas'* Bericht. Sie soll im Frühjahr von Kamtschatka am Meerbusen von Ochotsk bis etwa zum Ochota nach Westen und Süden wandern und etwa im Oktober zurückkehren.

Nach einem bestimmten Plane scheinen auch die Wanderungen der Eichhörnchen vor sich zu gehen. Wenigstens scheinen sie immer dorthin

<sup>1)</sup> Auch in Nordamerika wandern diese Arten oder ihre nächsten Verwandten in gleicher Weise. So soll z. B. dort unter anderen auch *Microtus*, ein naher Verwandter der Lemminge, wandern. (Der Verf.)



gerichtet zu sein, wo die Zirbelnüsse besonders reichen Ertrag versprechen. Und R a d d e hat sogar die Vermutung ausgesprochen, daß einzelne Eichhörnchen vorauswanderten und diese günstigen Plätze auskundschafteten, was M i d d e n d o r f f mit gerechter Ironie zurückweist.

So mögen uns denn diese letzten beiden Tiere zu jenen überführen, bei denen es sich um ganz bestimmte periodische Wanderungen handelt. In kleinem Maßstabe scheinen solche Wanderungen weit häufiger zu sein, als man gewöhnlich annimmt. Auch in der Erforschung dieser Erscheinungen gehen, wie auf so vielen zoologischen Gebieten, die Amerikaner wieder voran. W o o d hat nämlich festgestellt, daß die Zusammensetzung der Nagetierfauna auf einem Felde keineswegs immer gleich ist, sondern daß manche Arten zu gewissen Jahreszeiten zahlreicher in der Mitte des Feldes getroffen werden als zu anderen. Bekannt sind ja in dieser Beziehung schon längst die vertikalen Wanderungen unserer Gebirgstiere. Im hohen Winter steigt, nach T s c h u d i, der Alpenhase etwas von seinen Höhen herab, kommen die Alpenfüchse in die Täler, beziehen viele Murmeltiere ihre tiefergelegene Winterhöhle, um im Frühjahr dann wieder zu ihren luftigen Höhen emporzusteigen. Die Rehe der zentralasiatischen Gebirge kommen im Winter in die Ebenen herab. In Indien steigen *Semnopithecus entellus* und *Innus erythraeus* im Sommer bis tausend Fuß hoch in die Berge des Himalaja, um im Winter wieder in die Ebenen zurückzukehren. In Tenasserim sollen die Elefanten während der heißen Jahreszeit die Berge aufsuchen.

Auch viele Fledermäuse unternehmen solche periodische Wanderungen, die zwar schon lange bekannt, aber doch noch nicht genügend erforscht sind. Es scheint aber so, als ob einzelne auch größere Wanderungen unternähmen. Die nördliche Fledermaus, *Vespertilis borealis*, scheint ihre nördlichen Standquartiere erst im Hochsommer aufzusuchen. Auch *Pipistrellus abramus* scheint nur während der Sommermonate nach Südschweden zu wandern. Ebenso sollen in Nordamerika *Lasionycterus noctivagans* und *Lasiurus cinereus* im Winter südlichere Gegenden aufsuchen. Die fruchtfressenden Fledermäuse führen täglich weite Reisen aus von ihren Ruheplätzen zu den Futterstellen, wie ich B r e h m entnehme.

Es ist merkwürdig schwer, über diese jährlichen und, wie es scheint, in allen Gegenden stattfindenden Wanderungen exakte Angaben zu erhalten. Über die sommerlichen und winterlichen Standquartiere der Wapitis sind wir durch P r e e b l e gut unterrichtet, der uns beide sogar kartographisch vorführt. Im Sommer gehen die Tiere mehr in die Berge, während sie in der Ebene am Fluß überwintern. Das sommerliche Gebiet ist weit ausgedehnter als das winterliche. Auf dem Wege hin und zurück werden gern bestimmte Wechsel eingehalten. Bei dem Bär sind die Wanderungen sehr genau von K r e m e n t z geschildert. „So be-  
lieben fast allgemein die Bären, die sich in den oberen, mehr trockenen

Regionen einschlagen, beim Aufstehen im Frühjahr den südlichen, in den Versumpfungen des Pripet gelegenen Regionen sich zuzuwenden, um im Spätherbst zwischen dem 15. Oktober und 10. November in kleinen Trupps wiederum ihren nördlich gelegenen Lagerplätzen langsam zuzuwechseln. Dabei halten die Bären so genau die Route ein, daß es in dem angegebenen Zeitraum möglich ist, ihnen in bestimmten Distrikten auf dem Anstande die Flucht zu verlegen. Bei den Wanderungen vom Winteraufenthalt zur Sommerfrische und umgekehrt dehnen sich die Märsche auf dreißig bis vierzig Meilen und zuweilen noch viel bedeutendere Strecken aus.“

Aber diese geringfügigen Wanderungen sind nicht zu vergleichen mit jenen mächtigen Zügen, welche fast alle nordischen und in den unwirtlichen Gegenden Innerasiens wohnenden Huftiere unternehmen. Mit Ausnahme des Elchs kennen wir diese Wanderungen vom Moschusochsen, dem amerikanischen Bison, den wilden Equiden, den Antilopen und Gazellen Innerasiens. Auch aus Afrika sind diese Wanderungen bekannt. Kürzlich hat sie erst *Passarge* in sehr lebendiger Weise von der mittleren Kalahari geschildert. Bedeckt sich das Land in der Regenzeit mit Gras und gibt es genug Trinkwasser, so kommen die Herden der Huftiere, gefolgt von Raubtieren, in großen Massen in die Kalahari. Bei Beginn der Trockenzeit ziehen sie sich dann wieder in Fluß- und Sumpfgebiete des Nordens zurück. Nur solche Tiere, die von der saftigen Frucht der Melonen leben, bleiben länger. Auch grabende Tiere, wie das Erdferkel, die in der Tiefe der Erde die nötige Feuchtigkeit finden, können während der Trockenzeit in der Kalahari aushalten.

Sehr gut sind die Gewohnheiten der Rentiere, sowohl in Sibirien wie in Amerika, erkundet. Nach einem der neuesten Beobachter, *Osgood*, streifen in Alaska die Herden in kleinen Banden von zwei bis zwanzig Stück umher, während alte Böcke gern allein bleiben, wie überhaupt bei vielen Huftieren die alten Männchen außerhalb der Paarungszeit einsiedlerische Neigungen haben. Diese einzelnen Banden sammeln sich, um nach Süden zu ziehen, Ende September und Oktober zur Hauptherde, die so zahlreich ist, daß die Hügel, so weit das Auge reicht, förmlich mit Rentieren bedeckt erscheinen.

Diese Herden überwintern dann, wie wir aus Sibirien wissen, in den Waldrändern, welche die Tundra südlich begrenzen, um dann gegen Ende Mai wieder nach Norden zu ziehen. Sie legen dabei in der Taimyrhalbinsel einen Weg von über hundert geographischen Meilen, über fünf, sechs, sieben Breitengrade zurück, in Amerika wohl noch mehr.

Sie halten bei diesen Wanderungen stets dieselben Straßen ein, wo sie von den Eingeborenen erwartet werden, wenn sie von der Sommerweide zurückkehren. Sie werden dann in großen Massen erlegt und als Winterproviant aufgehoben.



Ähnlich wanderten die Bisonten Nordamerikas vor ihrer Vernichtung. Aber nicht alle taten dies, sondern nur die Steppenform; die Waldform war, wie bei uns der Wisent, Standtier.

Überhaupt wandern nicht alle Individuen der genannten Huftiere. Ebenso wie bei den kleineren vertikalen Wanderungen die Talbewohner sesshaft sind, sind es auch diejenigen Rentiere beispielsweise, die Plätze bewohnen, wo sie auch im Winter genügend vor den Unbilden der Witterung geschützt sind.

Zu erwähnen sind hierbei noch die regelmäßigen Wanderungen der Wal-fische, die allerdings von den Fischzügen abhängig sind. Sie gehen mit solcher Regelmäßigkeit vor sich, daß „die Küstenbewohner Islands den sie besuchenden Meerkolossen, die ihnen als Persönlichkeiten bekannt sind, Namen geben“ (S c h m a r d a). In ähnlicher Weise besuchen die Wale der Südsee zu bestimmten Zeiten die Küsten Neuseelands. Ebenso besuchen die Seehunde mit großer Regelmäßigkeit die Plätze wieder, wo sie sich zu paaren, das Haarkleid zu wechseln und die Jungen zu werfen pflegen. Wie regelmäßig dies geschieht, geht daraus hervor, daß die kalifornischen Fischer beim Seelöwen eine *pupping cow season*, in welcher die Kühe kommen, um die Jungen zu werfen, *the brown cow season*, wo die Weibchen kommen, um das braune Haarkleid gegen das bläulich glänzende zu vertauschen, eine *matting season*, Paarungszeit, und *the march bull season*, wo die Bullen des Haarwechsels wegen kommen, unterscheiden. Nur während dieser vier Zeiten sind sie an der Küste bzw. bis zu zwei Meilen weit im Inneren Kaliforniens zu treffen.

Trächtigkeitsdauer der Rehe und Fledermäuse. Als recht eigentümliche Anpassungserscheinungen klimatischer Art haben wir die Fortpflanzungsverhältnisse bei Fledermäusen und Rehen aufzufassen.

Bei den Rehen zeigt sich außerhalb der eigentlichen Brunstperiode, Mitte Juli bis Mitte August, im November nochmals eine Unruhe. Der Bock treibt die Riecke und versucht auch, sie zu beschlagen. Es war daher lange Zeit eine Streitfrage, ob nicht der November die eigentliche Brunstzeit sei, zumal das Kalb erst im Mai gesetzt werde. Erst die anatomisch-physiologische Untersuchung von B i s c h o f f brachte die Aufklärung.

Er fand zunächst, daß die Fortpflanzungsorgane der Böcke, wie auch bei einigen anderen Huftieren, einem Kreislauf unterliegen. Die Hoden beginnen im Frühjahr anzuschwellen und erreichen im Hochsommer ihre vollste Entwicklung. Von Mitte Juni an enthalten die Samenleiter reife Spermatozoen. Gegen den Herbst zu schrumpfen die Hoden wieder ein und enthalten im Winter keine Spermatozoen mehr. Daraus folgt also allein schon, daß die Begattung im Hochsommer stattfinden muß. Gleich danach wird auch das Ei und zwar noch im Eileiter befruchtet, macht hier den

ersten Furchungsprozeß durch und gelangt dann in wenigen Tagen in den Uterus. Hier bleibt es nun  $4\frac{1}{2}$  Monate liegen, ohne eine weitere Veränderung zu erleiden. Erst Mitte Dezember setzt die Weiterentwicklung ein, die sich nun bis zur Geburt im Mai genau wie bei anderen Säugern auch vollzieht.

So stellt sich die Fortpflanzung des Rehes als eine prachtvolle klimatische Einrichtung dar. Im Hochsommer, wo die Nahrung am reichlichsten, der Bock am kräftigsten ist, setzt die Befruchtung ein. Bis zum Frühjahr, wo es wieder reichlicher Nahrung gibt, wird die Geburt verzögert. Daß es sich bei dieser Verzögerung der Reifung wirklich um eine Anpassung handelt, scheinen mir die immer wieder gelegentlich zur Beobachtung kommenden Novemberkitze zu beweisen. Die Anpassung ist eben noch keine ganz vollkommene, noch sind nicht alle Individuen mit normaler Eireifung ausgemerzt.

Ähnliches, aber mit etwas anderen Mitteln, wird bei den Fledermäusen erreicht, deren Fortpflanzungsverhältnisse von Rollinat und Trouessart aufgeklärt sind. Die Kopulation hat im Herbst, Ende September bis Anfang November, statt. Hierbei gelangt das Sperma, das zu einer Masse koaguliert, in den Uterus, der bei Rhinolophidae noch durch einen besonderen Vaginalpfropf verschlossen wird, und bleibt dort während des Winterschlafs lebensfähig. Im Frühjahr tritt mit Beendigung des Winterschlafs die Ovulation ein. Das Ei gelangt in die Eileiter, wo es mit dem vom Herbst her im Uterus befindlichen Sperma befruchtet wird, so daß auch hier das Junge, welches Ende Mai oder Anfang Juni geboren wird, in eine Zeit hineinkommt, welche sehr günstige Nahrungsbedingungen enthält.

**Winterschlaf.** Eine besondere klimatische Anpassung stellt der „Winterschlaf“ dar. Die Bezeichnung ist nur teilweise richtig, so daß einer der Beobachter, die sich mit seinen Erscheinungen beschäftigt haben, Horvath, direkt sagt: „Der Winterschlaf ist erstens kein Schlaf und hat zweitens mit dem Winter nichts zu tun.“

Merzbacher, dem wir eine sehr gute, zusammenfassende Übersicht über die den Winterschlaf behandelnden Arbeiten verdanken, definiert ihn folgendermaßen: „Man kann den Winterschlaf auffassen als ein Schutzmittel einer großen Anzahl von Tieren ungünstigen Verhältnissen gegenüber. Die Ungunst der äußeren Verhältnisse ist gerade im Winter gegeben, dadurch daß Nahrungsmangel eintritt und die Schutzvorrichtungen ungenügend sind.“

Dementsprechend ist also auch die Dauer des Winterschlafes nach äußeren Bedingungen verschieden; im Norden und im Hochgebirge ist sie größer. Sie schwankt zwischen zwei und sechs Monaten. Bei Fledermäusen und Murmeltieren dauert sie 5—6, beim Igel und Ziesel 3—4, beim Hamster Dachs, Siebenschläfer, Haselmaus, Eichhörnchen  $2-3\frac{1}{2}$  Monate.

Die meisten dieser Tiere sammeln Vorräte ein. Und sie schlafen auch



nicht ununterbrochen. Beim Murmeltier z. B. beobachteten Weinland und Riehl (1907) ein mehrfaches Erwachen zur Harn- und Kotentleerung. Da Valentins Murmeltiere in solchen wachen Pausen im Mai Heu und Wasser nahmen, dies jedoch im Winter nicht taten, dienen die Vorräte wohl hauptsächlich zur Ernährung der Tiere während des Endes des Winterschlafes und während des Beginnes des wachen Zustandes, solange draußen noch nicht genug Nahrung zu finden ist. Denn zu Beginn und während der Dauer des Schlafes scheinen die Tiere nicht zu fressen, wenigstens fand man bei den winterschlafenden Tieren Magen und Darm leer, höchstens mit einer schleimigen Flüssigkeit gefüllt.

Fledermäuse dagegen, die keine Vorräte sammeln, scheinen, nach Köninck, ununterbrochen zu schlafen. Auch wird bei ihnen der Harn nicht entleert, woraus sich wohl ihr mangelndes Wasserbedürfnis erklärt.

Es ist klar, daß in diesem bewegungslosen Zustand auch der Stoffwechsel ein anderer ist als im wachen Zustand. Die Atmung ist stark herabgesetzt. Delsaux' Fledermäuse atmeten nach Pausen von 15 Minuten, Murmeltiere zwei- bis sechsmal in der Minute gegen fünfzig- bis sechzigmal im wachen Zustand. Dementsprechend ist auch der Oxydationsprozeß gering, womit wieder die niedrige Körpertemperatur zusammenhängt. So braucht, nach Marès, ein wachender Hamster 2,355—5,038 O und scheidet 2,757 bis 5,231 CO<sub>2</sub> aus, im Winterschlaf dagegen nimmt er nur 0,157 O auf und scheidet nur 0,014—0,155 CO<sub>2</sub> pro Kilogramm und Stunde aus.

Weinland und Riehl, die ebenfalls mit Murmeltieren arbeiteten, unterschieden drei verschiedene Zustände:

- a) Tiefer Schlaf: CO<sub>2</sub>-Wert unter 50 bis höchstens 200 mg pro Kilogramm und Stunde;
- b) Halbschlaf: CO<sub>2</sub>-Wert 400 mg pro Kilogramm und Stunde;
- c) Wachzustand: CO<sub>2</sub>-Wert um 1000 mg pro Kilogramm und Stunde.

Und Hari (1909) stellte bei Fledermäusen im tiefen Schlaf eine Kohlensäureabgabe von höchstens 0,060 g, im Halbschlaf eine solche von mindestens 0,700 g pro Kilogramm und Stunde fest.

Dieser geringere Stoffwechsel ist wohl auch die Ursache der starken Herabsetzung der Körpertemperatur. So maßen Pembrey und Hale bei festschlafenden Haselmäusen 9—14,5° gegen 31—36° bei vollkommen wachenden. Die tiefste Temperatur bei einem Säuger maß Horvath bei einem Ziesel mit nur 2°. Marès fand bei schlafenden Fledermäusen in einer Grotte von Maastricht 7—7,2° bei einer Außentemperatur von 6,4—7,7°. Beim Erwachen tritt dann eine sehr schnelle Steigerung der Temperatur ein. Sie stieg nach Pembrey bei:

Haselmaus . . .	in 60 Sekunden	von 13,5°	auf 35,75° C,
Fledermaus . . .	14 „ „	11,25° „	33,5° C,
Murmeltier . . .	48 „ „	um 12° C,	

Haselmaus . . . } in 15 Sek. um 17° bei Lufttemperatur von 16,5° C,  
 Fledermaus . . . }  
 Ziesel . . . . in 10 Sekunden um 20° nach Horvath.

Der Vorderkörper erwärmt sich dabei schneller als der Hinterkörper. So fand Valentin beim Murmeltier folgende Zahlen:

Außentemperatur in Graden	Unterschied von der Außentemperatur		Zustand
	in der Mundhöhle in Graden	im Mastdarm in Graden	
5	32	31	wach bis halbwach
5,35	23,8	13,7	schlaftrunken
4,81	7,87	4,83	leiser Schlaf
8,63	2,17	1,3	fester Schlaf

Anderseits ist die Temperatur der winterschlafenden Tiere etwas von der Außentemperatur abhängig:

Außentemperatur . 10,5° 6,2° 5,5° 10,8° 8,25° C } nach Valentin  
 Temperatur d. Tiere 10,6° 6,4° 5,9° 12,1° 8,25° C } beim Murmeltier

Hierin zeigen die Winterschläfer eine gewisse Ähnlichkeit mit den kaltblütigen Tieren, die sich aber noch in anderer Weise äußert. So schlägt das im Winterschlaf herausgeschnittene Herz noch stundenlang, wenn es in geeigneter Flüssigkeit aufbewahrt wird und in der Kälte bleibt. Im Winterschlaf geköpfte Fledermäuse zeigen noch anderthalb Stunden nach der Operation Reflexbewegungen. Allerdings hängt die Dauer der Erregbarkeit vom Kältegrad des Tieres ab. Das sind aber alles Erscheinungen, wie sie sonst nicht von Säugern, sondern nur von Kaltblütern bekannt sind.

Übrigens neigen die Winterschläfer auch außerhalb des Winterschlafes zu auffallend großen Temperaturschwankungen, und das ist der Grund, weshalb ich in den Temperaturschwankungen und Herabsetzung der Monotremen, die gleichfalls zu den Winterschläfern gehören, keine Übergangserscheinung von Säugern zu den Reptilien erblicken konnte (vgl. S. 543). Einige Zahlen mögen diese zeitweilige Herabsetzung der Temperatur bei höheren winterschlafenden Säugern zeigen.

Autor	Tier	Leibes- temperatur in Celsius- graden	Außen- temperatur in Celsius- graden	Monat
Saissy	Fledermaus	31	22	—
Mangili	Igel	33,7	—	Juni
"	"	31,2	—	Mai
Jenner	"	35	25	—
Barkow	"	25 bzw. 35	—	29. u. 8. Juni
Barthold	Haselmaus	30	—	—



Auch sinkt bei den Fledermäusen die Körpertemperatur beim gewöhnlichen Schlaf.

Eingangs war schon erwähnt, daß der Winterschlaf nicht von der Kälte abhängig ist, und so haben die zahlreichen Beobachtungen einen sogenannten „sommerlichen Winterschlaf“ kennen gelehrt. Bei *Mangili* schlief ein Siebenschläfer bei 15–16° R im Juni ein und erwachte erst Mitte Juli, ohne während dieser Zeit Nahrung genommen zu haben. *Forel* beobachtete zwei Siebenschläfer, die im Mai zu schlafen begannen und erst im August wieder erwachten. *Marès* sah Ziesel und Hamster im September bei 16° C einschlafen, während andere, trotzdem die Temperatur wiederholt unter Null sank, den ganzen Winter nicht schliefen. *Merzbachers* Fledermäuse und *Bartholds* Haselmäuse schliefen in einem geheizten Zimmer bei 16° R, während *Horvath* seine Ziesel im Sommer durch Kälteeinwirkung nicht einschlafen konnte.

Bei dieser Sachlage wird es nicht wundernehmen, daß wir, ähnlich wie bei den Reptilien, bei einzelnen tropischen Tieren einen Schlaf während der größten Hitze finden. So sollen nach *Merzbacher* die Igel am Senegal und die *Tanreks* während der heißesten Zeit schlafen. Und *Max Weber* entnehme ich, daß nach *Grandidier* verschiedene kleine Lemuren, wie *Otolemur*, *Chirogale*; während der sechs Monate langen Trockenzeit Madagaskars schlafen. Sie zehren während der Zeit vom Fett, das sich in der Schwanzwurzel angehäuft hat.

Auch unsere Winterschläfer setzen, bevor sie sich zur Winterruhe zurückziehen, viel Fett an. So fand *Pruelle* die ganze Haut der Winterschläfer mit Fett überzogen und unter derselben eine dicke Fettschicht. Die Lungen waren an die hintere Thoraxwand gedrückt und der ganze übrige Thoraxraum mit Fett gefüllt. Nach *Koch* ist die Fettmasse bei Fledermäusen oft so bedeutend, daß sie die Fleischteile an Volumen übertrifft.

Hierhin gehört auch die Fettanhäufung, die sich in der Achsel-, Brust-, Nacken- und Rückengegend vieler Nager und Insektenfresser findet und die mit Unrecht den Namen „Winterschlafdrüse“ führt, da ihr drüsige Struktur durchaus fehlt.

Das Vorhandensein solcher Fettanhäufung scheint eine unerläßliche Bedingung für den Eintritt des Winterschlafs zu sein. Wenigstens ist an gefangenen Tieren das Ausbleiben des Winterschlafs beobachtet, wenn sie kein oder nur wenig Fett angesetzt hatten, umgekehrt fielen sehr fette Tiere auch im Sommer in Schlaf.

Wenn also auch eine gewisse Unabhängigkeit von der äußeren Temperatur besteht, so gibt es doch ein Temperaturoptimum dafür, das für Murmeltiere nach *Valentin* zwischen +3 und 4° C einerseits und +10 und 12° anderseits liegt. Bei weiterem Sinken der Temperatur erwachen die Tiere wieder. *Pflüger* fand, daß seine Murmeltiere bei

+ 4° R, Fledermäuse bei + 3,5° R, Haselmäuse bei + 2,3° R und Igel bei + 2,5° R erwachten.

Nachdem wir so das Wesen des Winterschlafes kennen gelernt haben, werden wir fragen, wodurch er hervorgerufen wird. Es sind da schon von den verschiedensten Forschern viele Ansichten geäußert worden, ohne daß wirklich eine ganz befriedigen konnte, weil sie zumeist eine Erscheinung des Winterschlafes als Erklärung geben. *Prunelle* sah die Ursache in einer Herabsetzung der Zirkulation und Respiration, *Köninck* in einer Herabsetzung des Blutdruckes infolge von Urinstauung, *Errera* in einer physiologischen Autointoxikation.

Vielleicht kommt *Merzbacher* der Wahrheit am nächsten. Er führt etwa folgendes aus: „Um in den Winterschlaf zu fallen, muß sich das Tier abkühlen können. Gerade die Fähigkeit, kalt zu werden und kalt zu bleiben, ist die charakteristischste Eigentümlichkeit des Winterschläfers.“ Daher ist natürlich die Herabsetzung der Außentemperatur eine Unterstützung, aber kein Erfordernis. Von diesem Gesichtspunkt aus werden auch alle beobachteten Erscheinungen verstanden. Die Enthaltung von Speisen, die Unbeweglichkeit, die Herabsetzung der Respiration, der Mangel an Sauerstoff besitzen analoge Bedeutung mit der Herabsetzung der Außentemperatur, nämlich Verminderung der Erwärmung. Ist das Tier kalt geworden, so sind die Schwierigkeiten, kalt zu bleiben, also im Winterschlaf zu verharren, geringer. Beginn und Ende des Winterschlafs bieten also die physiologisch interessantesten, gleichzeitig aber auch am schwersten zu erklärenden Erscheinungen. Die Ursachen dafür liegen wohl in nervösen Mechanismen, die ihren Sitz haben im Mittelhirn und der Medulla oblongata, von wo Atmung, Zirkulation und Stoffwechsel, also Wärmebildung und Wärmeabgabe, reguliert werden.

Als winterschlafende Tiere zählt *Barlow* in seinem bekannten Werke auf: *Vespertilio*, *Erinaceus*, *Centetes*, *Procyon*, *Meles*, *Myoxus*, *Cricetus*, *Mus*, *Dipus*, *Artomys*, *Sciurus*. Dazu kommen *Citellus*, *Ornithorhynchus* und *Echidna* nach *Merzbacher*, *Tamias*, *Sciuropterus* nach *Wood*, *Sorex*, *Talpa* und die sommerschlafenden *Otolemur* und *Chirogale* nach *Max Weber* und als fraglich *Dromicia* nach *Brehm*.

Eigentümlich unklar liegen die Verhältnisse beim Bären, von dem einige Autoren angeben, daß er einen Winterschlaf hält, andere es leugnen. Wahrscheinlich ist die Sache so, wie es *Tschudi* angibt: „Den Winter schlafen sie mehr wie im Sommer und liegen in ihren Höhlen, oft einfachen Steinklüften, oft in aus Reisig und Moos roh gebauten und von außen ganz zugestopften großen Nestern. Bei hoher Kälte schlafen sie dann vielleicht etliche Tage lang ununterbrochen fort, ohne zu erstarren; indessen muß sie bald der Hunger wecken, der sich endlich doch einstellen wird, wenn auch die Bären in den herberen Wintermonaten weniger fressen als sonst.“ Sie



werden in dieser Zeit eben von dem außerordentlich starken Fett mitzehren, wenn nicht allein leben, das auch sie im Herbst ansammeln. Namentlich wird es ihnen helfen, den Februar zu überstehen, wo sich die Fußsohlen der Bären häuten und ihnen so das Gehen schwer wird.

Das deckt sich ungefähr mit dem, was K r e m e n t z beobachtete. Danach fressen die Bären im Winterschlaf nicht und setzen auch keine Exkremente ab, laufen jedoch bei Tauwetter umher und nehmen auch Nahrung zu sich, ziehen sich jedoch bei wieder eintretender Kälte sofort ins Winterlager zurück. Im Magen solcher im Winterlager liegender Bären fand K r e m e n t z eine schleimige, dünnflüssige Masse, ebenso in den Därmen, im Mastdarm verhärtete Kotballen. Auch die säugende Bärin frißt nicht.

Einen eigentlichen Schlaf halten die Bären im Winterlager nicht. K r e m e n t z nennt es ein „duselndes Wachen“, aus dem sie leicht aufgeschreckt werden können. Ein solcher im Winterlager betroffener Bär sprang plötzlich auf und verschwand mit bewunderungswürdiger Gewandtheit und Schnelligkeit.

Beim Verlassen des Winterlagers nehmen die Bären, wohl um die verhärteten Kotballen zu entfernen, zunächst Purgiermittel, wie Moosbeeren, Moos und ähnliche Pflanzen, zu sich.

Während des Winterlagers, vom 20. Januar bis zum 20. Februar, häuten sich die Sohlen der Pfoten, ein Vorgang, der durch Saugen daran beschleunigt wird (K r e m e n t z).

Es scheint also bei den Bären ein etwas lethargischer Zustand zu herrschen, so daß seine Lebenstätigkeit im Winter herabgesetzt ist, sein Zustand also gewissermaßen als Übergang zu einem Winterschlaf gedeutet werden kann. Daß ein solcher aber wirklich eintritt, dagegen spricht schon, daß die Bärin gerade im Januar ihre Jungen wirft.

Anlage von Wohnhöhlen, Nestern. Wie aus obigen Darstellungen hervorgeht, ziehen sich die Bären im Winter an geschützte Stellen, wie Höhlen, zurück, oder legen sich gar in Ermangelung solcher rohe Nester an. Einen Schritt weiter im Bau von Wohnungen, deren Anlage wir demnach als Anpassung an Kälte ansehen können, gehen Tiere, die sich gern in hohlen Bäumen einquartieren wie der Marder, der freilich noch lieber Nester von Krähen oder Eichhörnchen bewohnt. Er versteht es aber auch schon, wie Schläfer und Eichhörnchen, mit Hilfe der Vorderfüße in Sträuchern und Bäumen kunstvolle Nester aus Zweigen, Laubwerk, Gras und Moos herzustellen. Diese haben meist Kugelform und beim Eichhörnchen zwei Eingänge, von denen der eine versteckt gegen den Stamm des Baumes zu sich öffnet, der andere mehr frei liegt. Im Winter werden die Eingänge verstopft. Die Vorratskammern, welche sich diese Nager anlegen, befinden sich aber nicht darin, sondern in hohlen Baumstämmen.

Weit künstlicher ist das reizende, aus Grasstengeln vogelnestartig geflochtene, kugelrunde Nestchen der Zwergmaus, das erst seit 1827 bekannt ist und dem sein Entdecker G l o g e r eine eigene Abhandlung gewidmet



Fig. 428. *Pseudochirus peregrinus* Bodd. mit Nest.

hat. Ihm kommt das von *Pseudochirus* nahe (s. Fig. 428), dem einzigen Beuteltier Australiens, das ein Nest auf Bäumen errichtet.

Auch der Nester einiger Affen sei hier gedacht, die aber sehr kunstlos sind und immer nur für den betreffenden Abend errichtet werden, nicht für längere Zeit bewohnt sind, wie die der bisher erwähnten Tiere. So baut sich der Orang-Utan jeden Abend auf einer passenden Astgabel aus Reisig eine Art Storchnest, das mit Blättern weich ausgepolstert wird. Er soll sich sogar



noch mit abgebrochenen Zweigen zudecken. Diese Art Nestbau wird von allen Anthropoiden berichtet und hat wohl den Zweck, den Tieren eine ruhige, sichere und weiche Unterlage zu gewähren, hat also eigentlich mit klimatischen Anpassungen nichts zu tun, sondern stellt eher eine Anpassung an das Baumleben dar. Das Errichten von Schutzdächern durch die Schimpansen, wovon uns *Du Chaillu* berichtet, ist wohl nur eine irrtümliche Auslegung der Tatsachen.

Wenn von Säugetierbauten die Rede ist, darf natürlich der Biber nicht übergangen werden. Seine kunstreichen Bauten in Verbindung mit manchen lokalen und individuellen Abweichungen darin haben zu mannigfachen, sagenhaft ausgeschmückten Darstellungen Veranlassung gegeben. Durch eingehende Forschungen, von denen ich besonders *Morgan* und *Friedrich* erwähne, sind wir aber jetzt wohl vollkommen darüber unterrichtet.

Dort, wo der Biber einzeln lebt, legt er sich unterirdische Bauten an, stets mit einer Fluchtröhre nach dem Wasser zu, die unter dem Wasserspiegel mündet und deren Öffnung bei niedrigem Wasserstand unter zusammengeschlepptem Reisig verborgen wird. Auch in Ländern, wo der Biber noch kolonienweise auftritt, gibt es derartige einzeln lebende Biber, meist alte Männchen. Wo es aber noch starke Kolonien gibt, errichten diese im Wasser aus selbst abgenagten Hölzern bis zu 3 m hohe, backofenartige „Burgen“, die mit Steinen und Schlamm gut verstrichen werden, wozu Schnauze und Vorderpfoten, nicht, wie man früher sagte, der Schwanz, dienen. In jeder Burg, die wohl manchmal im Innern weitere Abteilungen, Kammern, erkennen läßt, wohnen mehrere alte Biber. Das Eingangsloch dazu liegt unter Wasser. Um nun das Fallen des Wasserspiegels zu verhindern, führen die Biber aus Knüppelholz, Schlamm und Steinen unterhalb ihrer Wohnungen starke Staudämme auf, wodurch ganze Seen gebildet werden. Es können also diese Tiere, wie *Friedrich* ausführt, zur Umgestaltung der Landschaft beitragen.

Auch die Biberratte führt ähnliche Bauten auf.

Wie bei den Reptilien, werden wir die Gewohnheit, Höhlen zu graben, auch bei den Säugetieren als eine klimatische Anpassung ansehen müssen, als Schutz gegen die Kälte. Mit Ausnahme der Wassersäuger, Ungulaten, Chiropteren, Simiae und Prosimiae, gibt es in allen Säugetierordnungen Arten, die Höhlen anlegen, neben solchen, die dies nicht tun. Die einfachste Art besteht natürlich in einem einfachen Ausscharren des Lagers, das, wie beim weiblichen Hasen, zur Satzzeit noch mit Gras oder Wolle weicher ausgepolstert wird. Die Höhlen bestehen gewöhnlich aus einem oder mehreren weiten Räumen (Kessel), die teils als Wohnkammer, teils bei vorratsammelnden Tieren als Vorratskammer dienen, sogar besondere Wochenstuben („Satzröhren“ der Kaninchen) werden bisweilen angelegt. In diese Wohnung führen von der Erdoberfläche her ein (Marmotta), zwei (Cricetus) oder

mehrere Gänge (Vulpes). Oft werden die Wohnhöhlen noch besonders mit Gras ausgepolstert, wie bei der Wasserratte, oder mit der eigenen Wolle, wie bei Dipus. Die Murmeltiere, die eine Sommer- und eine Winterwohnung besitzen, in der stets eine größere Anzahl von Exemplaren überwintern, stopfen den Eingang zu letzterer, bevor sie die Höhle endgültig beziehen, mit Heu, Steinen und Erde so fest zu, daß er wie zugemauert erscheint (der „Zapfen“ der Älpler). Vorher aber ist die Wohnkammer mit reichlichem Heu austapeziert worden. Beides, Zapfen und Heulager, fehlt der Sommerwohnung. Ob dieses Heu der Winterwohnung auch verspeist wird, also als Vorrat anzusehen ist, ist noch nicht entschieden, aber nach dem, was beim Winterschlaf ausgeführt wurde, möglich.

Immerhin mag entwicklungsgeschichtlich das Einbringen von Heu zunächst als Lagerstätte wohl die Veranlassung zum Einsammeln von Vorräten gewesen sein. Wohl der größte Teil der Winterschläfer sammelt Vorräte, sei es, daß sie davon im Winter zehren, wenn sie bei lauer Temperatur erwachen, sei es, daß sie sie im Frühjahr benutzen, wenn die Natur noch nicht genug Nahrung liefert. Von den heimischen Nagern legen sich Eichhörnchen und Schläfer solche Vorräte an. Vor allen Dingen ist aber der Hamster dafür bekannt, der außer seiner mit Gras ausgefütterten Wohnkammer in seinem Bau eine oder mehrere Vorratskammern anlegt, in denen er bis zu einem Zentner Getreide anhäuft. So kann er es schon den Winter über aushalten, wenn ihm nicht der Mensch nachstellt, um sich seiner Vorräte zu bemächtigen, zumal er auch noch den Eingang zur Höhle, wie die meisten Nager, besonders verstopft.

Solche eingebrachte Vorräte können auch ökonomische Bedeutung haben. So suchen die Kamtschadalen regelmäßig die Vorräte der *Microtus oeconomus* auf, so daß dieses Tier eine nicht unwesentliche Rolle für ihren Haushalt spielt. Ebenso sind für die Mongolen die Vorräte des Alpenpfeifhasen nicht ohne Bedeutung. Diese Tiere legen in der Nähe ihrer Wohnung oberirdische, bis zu 10 kg schwere Heuhaufen an. Nun treiben die Mongolen ihr Vieh in die Nähe der Pfeifhasenkolonien und sparen sich so die Mühe des Futtereinsammelns.

Auch der nicht winterschlafende Maulwurf legt Vorräte an, Haufen verstümmelter, aber nicht getöteter Würmer (Brehm).

Erwähnt werden mag hierbei, nach Darwin, daß die Viscachas die Gewohnheit haben, allerlei harte Gegenstände am Eingang ihrer Bauten zu kleinen Hügeln anzuhäufen. Über den Zweck sagt er nichts. Vielleicht liegt er darin, einen erhöhten Ausblick zu schaffen.

Diese Anlage von Höhlen scheint den Körper nicht sehr tief zu beeinflussen, wenn sie nur als Schlupfwinkel dienen und sonst eine oberirdische Lebensweise damit verbunden ist. Und es sind schon sehr eingehende Untersuchungen nötig, um überhaupt Umgestaltungen zu erkennen. Frei-



lich sind solche Studien, wie sie z. B. kürzlich v a n B e m m e l e n an Hasen- und Kaninchenschädeln vorgenommen hat, dafür um so interessanter. Nach eingehender Untersuchung findet er, daß das Kaninchen ein umgebildeter Hase ist. Es hat sich also aus einem zum andauernden Laufen spezialisierten Tier zu einem weniger flüchtigen Höhlenbewohner entwickelt. Dementsprechend zeigen sich folgende Unterschiede im Schädelbau: „Der Kaninchenschädel ist im Vergleich mit dem des Hasen seitlich zusammengedrückt. Die Räume für Geruchs- und Gesichtsorgane und Atemwege sind relativ enger, die Anheftungsstellen der Kau- und Nackenmuskeln dagegen stärker ausgebildet. Mit anderen Worten: der Hasenschädel ist geräumiger und leichter gebaut, der Kaninchenschädel gedrungener und fester, der erstere paßt einem Tiere, das für seine Sicherheit ausschließlich auf die Schärfe seiner Sinnesorgane und die Geschwindigkeit der Flucht angewiesen ist, der letztere dagegen eignet sich mehr für einen Höhlengraber, der sich kopfüber in das enge Schlupfloch stürzen können muß. Je schmärer sein Kopf, je enger seine Nasenlöcher, je weniger hervortretend seine Augen, desto leichter wird ihm das Eindringen in den Boden gelingen; daneben müssen seine Kiefer kräftig genug sein, um sich mittels seiner Zähne zwischen zähen Wurzeln und harten Zweigen einen Weg bahnen zu können.“

Natürlich haben auch die Gliedmaßen, namentlich die beim Graben besonders wichtigen vorderen, Umgestaltungen erfahren. Der Oberarm ist beim Hasen stark verlängert, wie sich aus folgenden, K r a u s e entnommenen Zahlen (in Millimetern) ergibt:

	Oberarm	Elle	Speiche	Handwurzel
Hase . . . . .	100	105	122	35
Kaninchen . . . . .	60	55	65	20

Zugleich ist bei ihm der Unterarm schlanker, zum Laufen geeigneter geworden, indem die Elle sehr kräftig entwickelt ist, die Speiche aber sehr schwach und fast ganz auf die Hinterseite verlagert. Beim Kaninchen dagegen, das kräftige Grabbeine braucht, sind die beiden Abschnitte ungefähr gleich lang und die beiden Knochen des Unterarms annähernd gleich stark und fast in einer Ebene gelagert.

Noch weiter ist die Umwandlung beim Pfeifhasen gegangen, den W i n g e ebenfalls von hasenartigen Tieren ableitet. Die Sinneshöhlen sind noch kleiner, der Schädel ist noch schmärer und schlanker und namentlich durch den völligen Verlust der vorspringenden Processus supraorbitales noch geeigneter zum Schlüpfen in Höhlen geworden. Das schon beim Kaninchen noch größere äußere Ohr, das aber immerhin schon erheblich

kleiner ist als beim Hasen, ist beim Pfeifhasen noch erheblich mehr verkleinert.

Es sind aber diese Anpassungen relativ geringfügiger Art, da die Tiere ja vielfach außerhalb ihrer Höhle leben und so den Charakter als Lauftiere nicht verlieren dürfen. Hierhin gehört z. B. die rudimentäre Clavicula, die sonst bei Grabtieren wohl ausgebildet ist, und die schmale, lange, unten behaarte Hand. Weit einschneidender sind die Veränderungen bei einer Anzahl anderer Tiere.

## 2. Graben und unterirdische Lebensweise.

Bei anderen höhlengrabenden Tieren geht die Umgestaltung erheblich weiter, bleibt aber, wenn die Tiere sonst auf der Oberfläche der Erde leben, auf die Vorderextremität beschränkt. Indem sich infolge der Grabtätigkeit eine außerordentlich starke Muskulatur entwickelt, werden natürlich alle Ansätze und Leisten dafür am Knochengerüst besonders kräftig. Dies zeigt sich in der Ausbildung von Muskelleisten auf dem Brustbein (Maulwurf s. Fig. 437), welche viele Tiere mit stark entwickelter Brustmuskulatur (Fledermäuse, Vögel) besitzen. Damit in Zusammenhang steht wohl auch die Verstärkung der ersten Rippe bei den meisten Grabtieren (s. Fig. 389), welche dem stärker in Anspruch genommenen Brustbein auch eine stärkere Stütze bieten soll. Auf dem Schulterblatt findet sich hinter der gewöhnlichen Muskelleiste noch eine zweite (s. Fig. 389). Das gilt aber nicht für völlig unterirdisch lebende Gräber mit seitlich angebrachten Extremitäten, wie sie z. B. der Maulwurf besitzt (vgl. S. 596). Der Oberarm wird sehr breit und erhält starke Deltaleisten (s. Fig. 389). Und zwar ist er bei allen Gräbern, Maulwurf, Echidna, Myrmecophaga, sehr ähnlich entwickelt. Für grabende Edentaten (s. Fig. 389) schildert ihn Max Weber wie folgt: „Er ist merkwürdig durch die Entwicklung aller den Muskeln zur Befestigung dienender Teile, wie der Höcker, der Leisten für den Deltamuskel und der Supinatoren und des inneren Condylus oder Knorrens. Bei den Gürteltieren erreichen sie samt und sonders das Maximum ihrer Entwicklung, also bei Tieren, die von ihren vorderen Gliedmaßen zum Scharren und Graben umfassenden Gebrauch machen.“ Bei ihnen kann es auch der größeren Festigkeit halber zu einer doppelten Gelenkverbindung des Schulterblattes mit dem Oberarm kommen, indem zu der gewöhnlichen noch eine solche am Akromion hinzutritt. Auch pflegen bei grabenden Tieren die Unterarmknochen relativ fest untereinander verbunden zu sein (s. Fig. 437), so daß ihre gegenseitige Beweglichkeit gering ist. An der Elle ist das obere Ende stärker entwickelt als das untere und besonders das Olekranon außerordentlich entwickelt (s. Fig. 437).

Der Hand aller Gräber ist gemeinsam die Verkürzung des Carpus in der Längsrichtung und die außerordentlich feste Verkeilung der Carpalia, die



starke Verlängerung der distalen, die Grabkrallen tragenden Phalangen auf Kosten der übrigen, die reduziert werden (s. Fig. 437, 440, 458).

Nun beginnen aber die Unterschiede. Graben die Tiere in weichem Boden (*Talpa*, *Condylura*, *Ctenomys*), so wird die Hand stark verbreitert; sie dient als Schaufel und hat Neigung zur Entwicklung eines sechsten Fingers (s. Fig. 437) (vgl. S. 596). Beim Graben in hartem Boden, hartem Sand, wird die Hand verschmälert. Nur wenig Finger, meist der dritte und vierte, nehmen an der Grabfunktion teil, und diese sind auf Kosten der übrigen verstärkt (*Notoryctes* s. S. 598 [s. Fig. 440], *Chrysochloris* s. S. 598, und *Spalax* u. a.).

Dieselbe Umbildung erleidet die Hand, wenn sie zum Aufbrechen der harten Termitenhäufen, gewissermaßen als Spitzhaue, funktioniert (*Myr-*

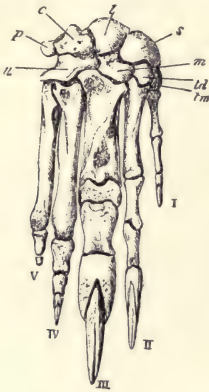


Fig. 429.

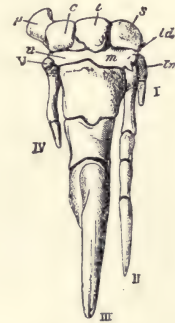


Fig. 430.

Hand des großen (Fig. 429) und kleinen (Fig. 430) Ameisenfressers. (*Myrmecophaga jubata* und *Cyclopes didactylus*.) (Nach Flower.)

u Carpal 4 u. 5 (Unciforme); p Pisiforme; c Ulnare (Cuneiforme); l Intermedium (Lunare); s Radiale (Scaphoid); m Magnum; td. Trapezoid; tm. Trapezium.

*mecophaga*, *Tamandua* (s. Fig. 429 u. 430). Hierbei ist es natürlich von Bedeutung, daß die langen, starken Krallen möglichst spitz bleiben. Deshalb gehen *Manis*, *Echidna* und *Tamandua* (s. Fig. 534) auf der Außenkante der Hand und tragen die Krallen eingeschlagen. *Myrmecophaga* geht, wie dies Heck im neuen Brehm feststellte, mit eingeschlagenen Krallen, indem er das Nagelgelenk der dritten Zehe nach hinten umknickt. Er steht also auf der Oberseite der Nagelphalanx, wobei der äußerst kräftige dritte Zeh die Hauptstütze ist, aber auch die anderen Zehen, wovon namentlich die beiden äußeren ähnlich eingeschlagen sind, helfen mit tragen. Beim Ausholen zum Schlage, was mit einem Arm geschieht, legt er sich ganz auf die Außenseite der anderen Hand, so daß dann hauptsächlich die Außenzehen das Körpergewicht tragen.

Sehr interessant ist die Geschichte der Ameisenfresser, wie wir sie aus

dem Bau erschließen können, und die ich deshalb hier mitteile, weil mir unter Berücksichtigung aller Tatsachen der Verlauf ein etwas anderer gewesen zu sein scheint, als ihn Abel darstellt. Ursprünglich waren sie grabende Tiere, wie die ihnen verwandten Faultiere, und erwarben wohl, noch vor der Trennung von ihnen, die Xenarthrie der Wirbelsäule (s. S. 592). Denn die Faultiere besitzen ja noch Spuren von dieser aus kletternder Lebensweise nicht erklärbaren Eigentümlichkeit (s. unten). Wie die Faultiere gingen dann auch die Ameisenfresser zu kletternder Lebensweise über, wobei sie sich wie jene hangelnd bewegt haben müssen, was ja *Cycloturus* heute noch meistens tut. Sie waren dabei auf dem Wege ihre Hände zu Haken umzubilden, erwarben zu diesem Zweck lange Krallen und verstärkten den

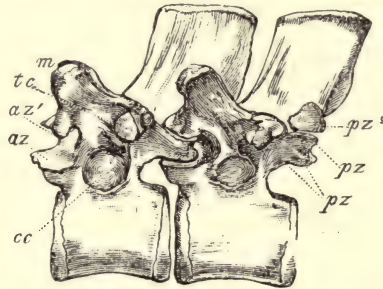


Fig. 431. Seitenansicht des 12. u. 13. Brustwirbels vom großen Ameisenfresser. (Nach Flower.)  
*m* Metapophyse; *tc* Fasette zur Artikulation mit dem Rippenhöcker; *az* vordere, *pz* hintere Zygapophyse; *az'* überzählige vordere, *pz*, *pz'* überzählige hintere Gelenkfassetten.

Mittelfinger auf Kosten der übrigen. Bevor aber ein Zeh verloren gegangen war, gab der große Ameisenbär die arborikole Lebensweise auf und wurde ein Boden bewohnendes Grabtier. Nun konnte die Hand nicht mehr weiter verschmälert werden, da ja den äußeren Zehen eine Stützfunktion zukam. Deren Bedeutung erhellt aus der Vergrößerung des Unciforme, das sogar noch helfen muß den dritten Finger tragen. Der kleine Ameisenfresser blieb Baumentier, infolge dessen konnte die Reduzierung der äußeren Zehen weiter fortschreiten, so daß bei ihm eigentlich nur mehr zwei Zehen zur vollen Ausbildung kommen.

Die Extremität des großen Ameisenfressers kann meiner Meinung nach nur aus einer ehemals arborikolen Lebensweise erklärt werden. Eine rein grabende Lebensweise kann wohl die Verstärkung, aber nicht die Verlängerung des dritten Fingers erklären. Bei dem Graber *Dasypus* ist er verstärkt und verkürzt. Zudem spricht auch die Entwicklungsgeschichte dafür, daß der große Ameisenfresser ein Baumleben durchgemacht hat. Das Junge klammert sich nämlich gleich nach der Geburt an die Mutter an und wird von ihr herum getragen, ohne sie je zu verlassen. Etwas derartiges finden wir unter den Säugern nur bei Baumbewohnern, wie Faultieren, *Phascolarctos*, nicht aber bei Erdbewohnern.



Finger 1 und 2 hilft bei den Edentaten beim Graben nicht mit; da sie aber weder bei *Myrmecophaga*, noch bei *Priodon* rudimentär wurden, bei letzterem sogar eher an Länge zunahmen, ist bei ihnen doch Finger 2 länger als Finger 3, so kommt ihnen wohl eine andere Funktion zu. Sie sind lang



Fig. 432. *Glyptodon asper*. (Nach W e b e r.)

K Kopfschild; S Schwanzpanzer; Rumpspanzer (P) im Umriß, nur einige Reihen (R) der Panzerplatten sind dargestellt. Insoweit das Skelett innerhalb des Panzers liegt, sind nur seine Konturen angedeutet. Sie machen bereits die Verschmelzung der thorakalen, lumbalen und sakralen Wirbel deutlich.

und schlank und mögen so beim Ergreifen der Termiten eine Rolle spielen. Beim kleinen Ameisenbären, wo Finger 1 zurückgebildet wurde, blieb wenigstens Finger 2 seiner vollen Länge nach erhalten.

Auch alle die übrigen Eigentümlichkeiten der grabenden Edentaten scheinen eben mit dieser grabenden Tätigkeit zusammenzuhängen. Die

außerordentlich frühe und vollständige Verwachsung sämtlicher Schädelknochen, wobei es zum vollständigen Schwinden aller Nähte kommt, teilen sie mit vielen Gräbern, ebenso die keilförmige Gestalt des Kopfes, der eben wie ein Keil in die Erde gestoßen wird. Diese Kopfform findet sich bei allen Gräbern, die sich beim Graben mit den Hinterbeinen fest in die Erde stemmen, um so einen Widerhalt zu finden. Dabei ist es natürlich von Vorteil, daß die Wirbelsäule möglichst starr wird und möglichst wenig nach der Seite ausweichen kann. Das wird dadurch erreicht, daß die Lumbal- und hinteren Thorakalwirbel außer durch die gewohnten Zygapophysen noch durch akzessorische Gelenkhöcker mit Gelenkgruben artikulieren, welche die vorangehenden Wirbel tragen (s. Fig. 431). Dieser vermehrten Verbindung halber, dieser den anderen Säugern fremden Gelenke wegen, werden die Edentaten, die sie besitzen, eben als „Xenarthra“ bezeichnet. Übrigens erreicht bei diesen Tieren von den normalen Fortsätzen die Präzygapophyse ihre stärkste Entwicklung.

Noch besser wird die Versteifung der Wirbelsäule durch Verwachsungen der einzelnen Wirbel erreicht; so erreichen die pseudosakralen Wirbel bei *Tolypeutes* und *Prionodontes*, wo das Sakrum 13 Wirbel umfaßt, die höchste Zahl von allen Säugetieren. Und der grabende Wombat besitzt mit fünf Sakralwirbeln die höchste Zahl bei den Beuteltieren. Dies hängt natürlich mit den außerordentlichen Anforderungen zusammen, die an die Hintergliedmaßen und das Becken gestellt werden. So geht dies denn bei den *Xenarthra* eine besonders innige Verbindung mit der Wirbelsäule ein, woran sogar das Ischium teilnimmt.

Die Verwachsung der Halswirbel bei *Notoryctes* scheint darauf hinzuweisen, daß dieses Tier direkt mit dem Kopfe gräbt, d. h. daß der Kopf direkt als Keil in die Erde getrieben wird, wofür ja auch der Schnauzenschild (vgl. S. 595) spricht. Auch bei den *Dasypodidae* kommt es zu vollständigen Verschmelzungen des zweiten bis fünften Halswirbels.

Ferner sind hier die außerordentlich umfangreichen Verwachsungen in der Wirbelsäule der *Glyptodonten* (s. Fig. 432) zu erwähnen. Bei ihnen verschmolz die Mehrzahl der thorakalen Wirbel zu einer einheitlichen Röhre und die lumbalen verbanden sich mit dem Sakrum. Ferner verschmolzen an der Halswirbelsäule Wirbel 2—6 und der siebente Halswirbel mit den zwei ersten Thorakalwirbeln. Dieser letzte, als „Trivertebralknochen“ bezeichnete Komplex artikuliert mit den Halswirbeln und den Rückenwirbeln. Hierdurch wurde eine an Schildkröten erinnernde Winkelstellung des in den Panzer zurückziehbaren Halses erzielt.

Diese Starrheit der Wirbelsäule war wohl die Ursache davon, daß bei den *Glyptodonten* der Panzer zu einer starren unbeweglichen Masse verschmolz. Der Panzer selbst ist natürlich wieder, wie auch sonst (vgl. Reptilien S. 296), als eine Schutzeinrichtung bei grabender Lebensweise anzusehen.



Weit einschneidender als bei höhlenbewohnenden Säugern, aber in derselben Richtung, wirkt die Grabtätigkeit bei völlig unterirdisch lebenden Tieren, wie wir dies ja schon bei den Reptilien sahen. Als Prototyp eines solchen unterirdischen Säugers kann unser Maulwurf gelten. Der ganze Körper ist mit kurzen, dichten Haaren samtartig bekleidet. Bei *Chrysochloris* und *Notoryctes* hat das Fell sogar Metallglanz erhalten, was sonst nur bei Wassersäugern der Fall ist. Schon hierin zeigt sich eine auffällige Übereinstimmung zwischen dem Beuteltier *Notoryctes* und dem Insektivor *Chrysochloris*. Wir werden ihr noch bei anderen Punkten begegnen. Die Ähnlichkeit zwischen beiden ist so groß, daß man sogar an eine nahe Verwandtschaft glaubte. Erst die eingehenden Untersuchungen von Leche haben gezeigt, daß es sich um weitgehende Konvergenzerscheinungen infolge der unterirdischen Lebensweise handelt.

Alle Wühler haben mehr oder weniger reduzierte Schwänze. Von den Sinnesorganen wird zunächst das Auge als überflüssig rudimentär (Maul-



Fig. 433. Kopf des Maulwurfs (*Talpa europaea* L.) von der Unterseite. (Nach Blasius.)

wurf), oder die Lidspalte bleibt überhaupt geschlossen (Spalax). Als Übergang dazu kann man den südeuropäischen Maulwurf (*Talpa coeca*) ansehen, bei dem individuell noch die Lidspalte geöffnet werden kann. Bei unserem Maulwurf liegt das Auge tief unter dem Pelz verborgen, doch kann der Haarverschluß der Lidspalte gegebenenfalls noch auseinandergeklappt und das stecknadelknopfgröße Auge hervorgedrückt werden. Das äußere Ohr, als überflüssig und lästig, schwindet gleichfalls (vgl. Pfeifhase S. 587/588 und Wassersäuger S. 627), dafür kann, wie bei unserem Maulwurf, die Ohröffnung durch eine Hautfalte verschlossen werden (s. Fig. 438). Die Nasenlöcher sind vor eindringendem Sand dadurch geschützt, daß sie auf die Unterseite des stark verlängerten Rüssels verlagert sind. Dieser sichert dann wieder die wie bei den unterirdisch lebenden Reptilien weit nach rückwärts verlagerte Mundspalte. Zu deren sicherem Verschluß ist aber ferner die Oberlippe noch mit einer Hautfalte versehen, welche sich von vorn innen gegen die Oberlippe legt (s. Fig. 433). Hierbei mag erwähnt werden, daß bei den Bathyergoiden, wie Maulwürfe lebende Nager, die Nagezähne, die wohl bei der unterirdischen Arbeit mit verwendet werden, scheidenartig von der be-

haarten Lippenhaut umgeben sind. Bei den Agutis sind die Nasenlöcher von der Spitze des Kopfes weg auf die Seite verlagert. Sie können vollständig geschlossen werden, liegen sehr tief und sind von oben zu weiterem Schutze überdacht.

Besondere Schutzorgane für die Augen sind kaum ausgebildet, da wohl die Lider genügend Schutz gewähren. Immerhin mag eine mit langen Borsten bedeckte Hauterhebung unterhalb des Auges, die ihm durch Muskeln genähert werden kann, bei Maniden diesen Zweck haben.

So bekommt der Kopf eine große Ähnlichkeit mit dem Grabkopf der

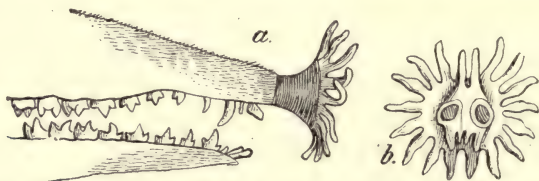


Fig. 434. Rüssel von *Condylura* von der Seite (a) und von vorne (b). (Nach Gervais aus Weber.)

Reptilien, und tatsächlich dient er auch in weichem, lockerem Boden demselben Zwecke. Mit seiner Hilfe werden nämlich die losgewühlten Erdmassen mit kräftigem Stoß aus dem Gang an die Oberfläche der Erde befördert, wodurch die Maulwurfshäufen entstehen. Um diesem Zweck besser dienen zu können, ist der Rüssel durch einen Knorpelstab (*Os praenasale*) gestützt (s. Fig. 437), der aber so weich und biegsam ist, daß er dessen

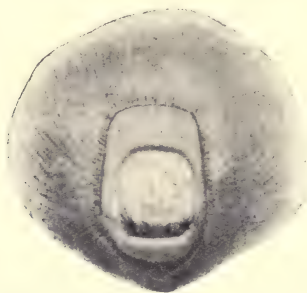


Fig. 435.

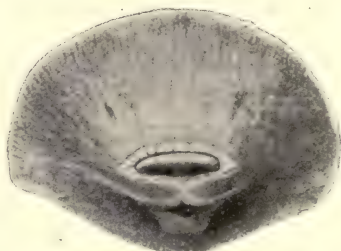


Fig. 436.

Kopf von *Notoryctes typhlops* (Fig. 435) und *Chrysochloris aurea* (Fig. 436) von vorne gesehen. (Nach Leche.)

Bewegung nicht hindert. Die große Beweglichkeit ist aber nötig, denn der Rüssel ist ein wichtiges Sinnesorgan, ein Gefühlsapparat geworden, wie schon seine Nacktheit zeigt. Bei *Condylura*, einem maulwurfartigen Tiere Nordamerikas, ist diese Tastfunktion noch weiter gesteigert, indem der Rüssel vorn eine Scheibe bildet, von der 22 kegelförmige, als Tastorgane dienende Anhänge ausgehen (s. Fig. 434).

Eine weitgehende Grabfunktion scheint den Köpfen von *Notoryctes* und *Chrysochloris* zuzukommen. Beide haben, eine weitere Konvergenzerschei-



nung, nackte harte Nasenschilder erhalten, die allerdings bei jedem ein wenig anders entwickelt sind (s. Fig. 435 u. 436).

Mit dieser Grabfunktion mag auch die eigentümliche Umgestaltung des knöchernen Schädels in Verbindung stehen. Er ist kegelförmig geworden,

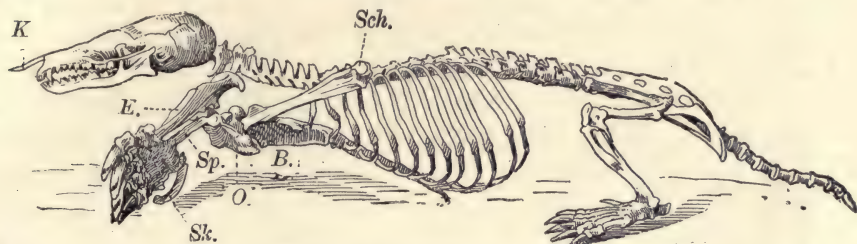


Fig. 437. Skelett des Maulwurfs. (Nach Schmeil.)

K Rüsselknorpel; Sch. Schulterblatt; B. Brustbein; O. Oberarm; E. Elle; Sp. Speiche; Sk. Os falciforme.

und die Basis dieses Kegels bildet das Supraoccipitale (s. Fig. 437). Dadurch nimmt das Hinterhauptloch eine andere Stellung ein, indem es mehr nach vorn und unten verlagert ist. Hierdurch kann, wie E. Fischer für *Talpa* gezeigt hat, eine für das Graben nützliche Stellung des Kopfes im Winkel von  $90^\circ$  erzielt werden. Der Vorteil liegt allerdings wohl hauptsächlich in der so erreichten größeren Beweglichkeit des Schädels.

Wenden wir uns dem Körper zu, so fällt noch mehr das Vermeiden jeg-



Fig. 438. Maulwurf, welcher seiner Haare beraubt ist. (Nach Boas.)

a Auge; b Gehöröffnung; c Ellbogen.

licher beim Wühlen hindernder Vorsprünge am Körper auf. Der Leib ist vollkommen drehrund geworden, vorne und hinten gleich dick, statt, wie bei anderen Säugern, seitlich abgeflacht oder nach hinten verjüngt zu sein. Bei *Chrysochloris* wird ein Vorstehen der Schulter durch eine tiefe Ausbuchtung der Seitenwölbung des Brustkastens, wo Rippen und Brustbein nach innen gebogen sind, vermieden. Dasselbe wird auf eine ganz andere Weise bei den Maulwürfen erreicht, von denen ich unsere heimischen als Grundlage der folgenden Schilderung nehme (s. Fig. 437). Bei ihnen ist der Schultergürtel in interessanter Weise verändert. Das bei den meisten Insektivoren lange und schmale Schulterblatt ist außerordentlich verlängert, so daß es mit seinem die Gelenkpfanne für den Oberarm tragenden Ende fast bis zur Mitte des Halses reicht; ebenso weit ist

das zum Ansatz der mächtigen Muskulatur mit einem Kiel versehene Brustbein über die vorderste Rippe hinaus verlängert. Ganz merkwürdig ist das Schlüsselbein ausgebildet. Es ist ein auffallend kurzer kubischer Knoch, der auf der einen Seite mit dem Brustbein, auf der anderen Seite mit dem Oberarm artikuliert, nicht mit dem Schulterblatt, mit dem er nur durch ein Ligament verbunden ist. Auch Oberarm und Unterarm sind von sehr kurzen, aber breiten, kräftigen Knochen gestützt, so daß nur die nach



Fig. 439. Vorderfuß von *Chrysochloris trevelyani*. *Musculus flexor digitorum profundus* mit dem Sehnenknochen *c* und seinen beiden Köpfen *a* u. *b*. (Nach Leche.)

rückwärts gedrehte Hand aus dem Pelze herausieht. Durch diese Verlagerung des Brustgürtels in die Mitte des Halses ist zunächst erreicht, daß der zwischen Hals und Brust bei den Säugern vorhandene Abschnitt ausgefüllt wurde, dann konnte der Brustgürtel außerordentlich schmal werden, so daß er nicht mehr über den übrigen Körper seitlich hervorragte. Um der starken Muskulatur der Vorderextremitäten eine hinreichende Stütze zu bieten, wurden weitere Umgestaltungen nötig. Das lange, schmale Schulterblatt war wohl nun zu schwach, um den Arm allein zu tragen, und wurde so von dem kurzen, aber sehr kräftigen Schlüsselbein unterstützt, und das lange, hakenförmige Olekranon der Elle bildet einen für Gräber charakteristischen, besonders kräftig entwickelten Ansatzpunkt für die Unterarmmuskulatur.

Es bildet so tatsächlich der Körper des Maulwurfs vom Scheitel bis zum Schwanz, der wie bei allen Wühlern kurz und rudimentär ist, eine überall gleichmäßige dicke Walze<sup>1)</sup> (s. Fig. 438).

Die Hand des Maulwurfs (s. Fig. 437) ist eine kurze, breite Grabschaufel für weichen Boden geworden, die noch durch ein großes sichelförmiges Sesambein am inneren Rande (*Os falciforme*) weiter verbreitert wird. Die Phalangen sind außerordentlich kräftig, kurz und breit.

Eigenartig, aber recht zum Wühlen, zum Einstemmen in den Boden geeignet ist die Lage der Vorderextremität beim Maulwurf. Sie ist dem Körper seitlich eingelenkt, und die Palmarfläche schaut nach hinten. Der Körper wird also nicht von den Vorderbeinen getragen, wie sonst bei Säugetieren, sondern auf ebener Erde ruht die Brust auf dem Boden. Die Bewegung im Boden ist, da sich die Extremität von vorn nach hinten bewegt, gewissermaßen ein Schwimmen in der Erde. Hierbei wird der Kopf als Keil in die Erde getrieben, so daß der größeren Festigkeit halber Verwachsungen in der Halswirbelsäule eintreten.

<sup>1)</sup> Die gleiche Umbildung zeigen auch andere unterirdische Insektivoren, wie z. B. der amerikanische Wassermull *Scalops*.



Ganz anders kommt die Grabhand bei *Notoryctes* (s. Fig. 440) und *Chrysochloris* zustande, die in hartem Sandboden graben. „Bei beiden ist die schaufelförmige Grabhand dadurch zustande gekommen, daß die Palmarfläche

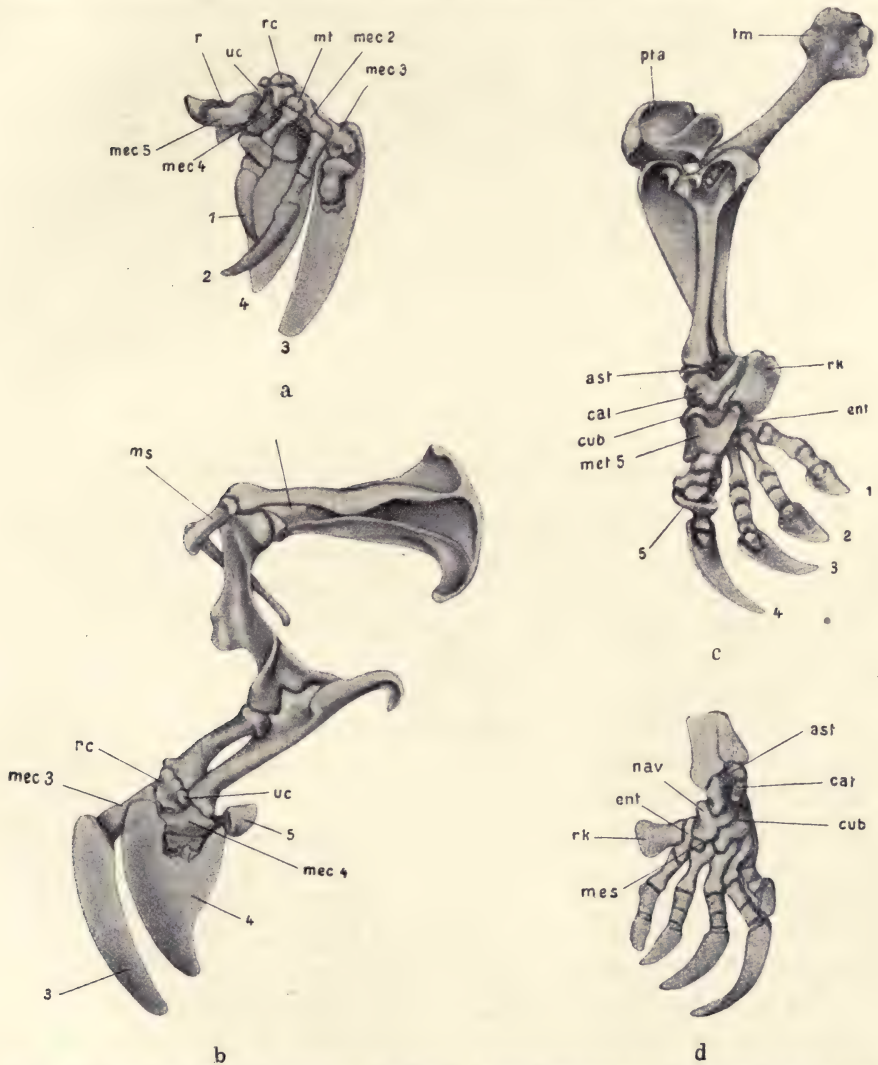


Fig. 440. Hand und Fuß von *Notoryctes typhlops*; *a* linke Hand von der Innenseite, *b* von außen, *c* linker Fuß von außen, *d* von innen. (Nach Carlsson aus Abel.)

*ms.* mesoscapulares Segment, Scapula mit Clavicula verbindend; *rc* Radiale; *uc* Ulnare; *mec.* Metacarpale; *mt* Carpale I, 1–5 Finger; *tm.* Trochanter major; *pta.* Patella; *ast.* Astragalus; *cal. cat.* Calcaneus; *rk.* tibialer Randknochen; *cub.* Cuboid; *ent* Tarsale I; *met.* Metatarsalia; *nav.* Naviculare; *mes* Tarsale II.

zusammengezogen ist, die ulnaren Finger gegen die radialen gelegt sind, und die äußeren, resp. der äußere Finger ausgebildet und mit starken, zusammengedrückten Krallen versehen sind, während die inneren Finger

reduziert sind; ferner ist die Anzahl der Carpalia und Phalangen (durch Verschmelzung) vermindert“ (L e c h e). So haben wir hier wieder eine der schon erwähnten auffallenden Konvergenzerscheinungen bei diesen beiden Tieren, die noch dadurch erweitert werden, daß bei beiden allein von allen Säugern der Zehenbeuger zum dritten Unterarmknochen verknöchert (s. Fig. 439). Nur noch der ausgestorbene südamerikanische Necrolestes, dessen systematische Stellung, ob Beuteltier, ob Insektivor, unsicher ist, zeigt eine solche Verknöcherung, was wohl auf ähnliche Lebensweise deutet.

Ein genaues Zusehen zeigt aber auch hier wieder, daß die Hände von Chrysochloris und Notoryctes anders gebaut sind, so daß die Ähnlichkeit eben auf Konvergenz, nicht auf Verwandtschaft beruht. Die Zahl der freien Handwurzelknochen bei beiden und die Zahl der Phalangen ist verschieden; bei Notoryctes ist der vierte, bei Chrysochloris der fünfte Finger der stärkste u. a. m.

### 3. Anpassung an Wüsten, Steppen, schneller Lauf.

Auch bei den Säugetieren bringt das Leben in Steppen und Wüsten einige Anpassungserscheinungen hervor, die aber nicht so einschneidend sind wie bei den Reptilien. Zunächst einmal wirkt es verschärfend auf die Sinne, doch ist dies anatomisch wohl sehr schwer nachzuweisen. Und wo wir stark vergrößerte Ohrmuscheln bei Wüstentieren finden, handelt es sich immer um nächtlich lebende Säuger. Dagegen ist es für Tiere in weiten freien Ebenen nützlich, einen möglichst großen Umkreis überblicken zu können. Diese Möglichkeit wird durch Erhöhung des Vorderkörpers erreicht. Und wir finden tatsächlich alle Steppenbewohner gegenüber ihren waldbewohnenden Verwandten vorne überbaut. Schon ein Vergleich des europäischen Wisent, der ein Waldtier ist, mit dem amerikanischen Steppenbison läßt das erkennen, ebenso ein Vergleich zwischen den asiatischen und afrikanischen Elefanten und Nashörnern, wo besonders das weiße Nashorn die Erhöhung des Vorderkörpers gut zeigt. Auch bei vielen Antilopen der Steppe, wie dem Gnu, finden wir sie, am ausgeprägtesten bei der Giraffe, während ihr nächster Verwandter, das im Walde lebende Okapi, sie in viel geringerem Maße zeigt. Allerdings mag bei der Giraffe noch die Gewohnheit, ihr Futter den Akazienbäumen zu entnehmen, diese Bildung gesteigert, besonders aber den langen Hals erzeugt haben. Andere Tiere erhielten zwar keine verlängerten Vordergliedmaßen, aber sie erlangten dafür die Fähigkeit, sich aufzurichten. Sie stützten sich dabei auf den Schwanz und erhielten, um die Schnelligkeit der Bewegung nicht einzubüßen, lange Sprungbeine. Die Verlängerung der Beine beruht fast immer auf einer Streckung der Mittelfußknochen, wie bei einigen



Macroscelidae, nämlich *Rhynchocyon* (s. Fig. 441) und *Petrodomus*; nehmen bei auf ebener Erde lebenden Tieren auch die Fußknochen daran teil<sup>1)</sup>. Bei ihnen ist denn auch die große Zehe verloren gegangen und die Mittelfußknochen sind der Stabilität halber fest und unverrückbar aneinandergespreßt. Bei den Nagetieren hat *Dipus* eine noch größere Festigkeit des Mittelfußes erlangt. Die beiden äußeren Zehen sind

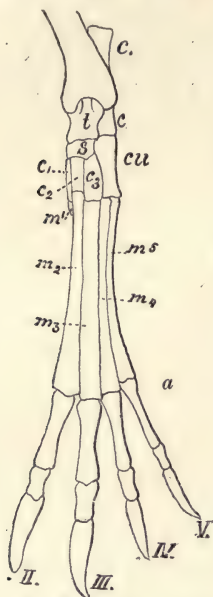


Fig. 441. Fuß von *Rhynchocyon cirnei*. (Nach Weber.)

$\alpha$  Talus;  $c$  Calcaneus;  $s$  Scaphoid;  $cu$  Cuboid;  $c^1-c^3$  Cuneiformia;  $m^1-5$  Metatarsale 1–5; II–V 2. bis 5. Zehe.



Fig. 442. Skelett des rechten Fußes von Jerboa (*Dipus aegyptius*). (Nach Flower.)

$c$  Calcaneus;  $a$  Astragalus;  $cb$  Tarsale 4 u. 5 (Cuboid);  $c^2, c^3$  Cuneiformia.



Fig. 443. Hinterfuß des Känguruhs (*Macropus benetti*). (Nach Flower.)

verschwunden und die Mittelfußknochen der drei mittleren Zehen sind zu einem einzigen Knochen verschmolzen, der mit dem Laufknochen der Vögel die größte Ähnlichkeit hat. Dieses Tier hat dabei noch eine weitere Anpassung erworben. Um in den Wüstensand seiner Heimat nicht einzusinken, entwickelte es am Fuß einen Büschel starker Haare (s. Fig. 444). Bei den Känguruhs schwindet die erste Zehe, die beiden nächsten werden rudimentär und die beiden äußeren erlangen eine enorme Entwicklung, so daß der Fuß äußerlich eine Ähnlichkeit mit dem der Artiodaktylen hat, bei denen aber, wie wir sehen werden, andere Zehen zur Entwicklung kommen (s. Fig. 443). Bei *Choeropus* ist nur eine Zehe kräftig entwickelt, so daß der Fuß dem der Perissodaktylen gleicht, aber die starke Zehe ist die vierte und bei den Perissodaktylen die dritte.

<sup>1)</sup> Vgl. aber die baumbewohnenden *Tarsius*, *Galago*, *Chirogale*, wo die Streckung des Fußes durch Dehnung von Astragalus und Calcaneus erzielt werden mußte, um die Greiffähigkeit der Zehen zu wahren (s. S. 614).

Alle diese Tiere stützen sich auf den Schwanz, der demgemäß eine mächtige Entwicklung erreicht. Auch bei springenden Baumbewohnern mit verlängerten Hinterbeinen, wo der Schwanz nötig ist, kann er gut entwickelt sein (vgl. *Tarsius*, Fig. 471). Aber bei Steppentieren, die lange Hinterbeine haben, die jedoch den Körper nicht aufrichten, wie beim Serval, beim Wüstenluchs, vielen Gazellen und auch bei den Leporiden ist der Schwanz rudimentär geworden.

Das Leben in Steppe und Wüste ist naturgemäß nicht geeignet, fleischige, schwammige Tiere auszubilden. Es züchtet vielmehr sehr sehnige, trockene Dauerläufer. Denn die Tiere müssen oft große Strecken durchheilen, um das



Fig. 444. Fuß der Springmaus. (Nach Haacke.)

nötige Futter und Wasser zu finden. Und nur das Kamel hat im Fettbuckel Nahrungsspeicher und in den Wasserzellen des Rumen- und Netzmagens besondere Wasserreservoirs erworben. Freilich bemerkt Berger hierzu, daß nur Dromedare, die aus Wüstengegenden stammen und durch Generationen an seltenes Trinken gewöhnt seien, länger dürsten könnten. Dies gelte aber auch für andere Tiere aus trockenen Gegenden, die keine besonderen Einrichtungen besäßen. So soll im Sudan der Elefant jeden vierten Tag, die Giraffe jeden dritten oder vierten Tag, das Hartebeest jeden zweiten Tag zum Wasser gehen. Ebenso können auch die nubischen Pferde, besonders die der Dongolarasse, unglaublich lange dürsten.

Es scheint sich übrigens bei den Kamelen nicht um eine moderne Erwerbung zu handeln. Denn auch die Lamas (s. Fig. 575) haben solche Wasserzellen im Magen (vgl. Fig. 575) und selbst *Dicotyles* (vgl. S. 691) soll Spuren davon zeigen. Es scheint sich also bei den Kamelen um eine Ausnutzung einer schon vorhandenen Einrichtung zu handeln, die es den Tieren ermöglichte, ein Leben in Wüsten zu führen und die dann dabei weiterentwickelt sein mag. Wie ja auch bei der Anpassung der Eisbären an arktisches Klima schon vorhandene Eigenschaften (vgl. S. 573) ausgenutzt zu sein scheinen.

Als Extrem leichter Körperform finden wir bei den Gazellen einen leichten, leibarmen Körper, der auf ungeheuer langen, dünnen, aber stahlharten Läufen ruht, wie es unser Bild zeigt (s. Fig. 445). Dem dar-



gestellten Tier sieht man die Flüchtigkeit schon auf den ersten Blick an. Bei diesen Dauerläufern mag oft die gewöhnliche Nasenöffnung zum Luftschöpfen zu klein sein, und so finden wir bei den Gazellen häufig eine Reduktion der Nasenbeine, die bei der Saigaantilope bis auf wenige Zentimeter lange Knochen reduziert sind. Sicherlich hängt damit die eigenartige Anschwellung der Nase zusammen, deren biologische Bedeutung aber noch nicht gefunden ist. In schwächerer Ausbildung zeigt *Pantholops* etwas Ähnliches, bei dem beiderseits an der Nase zwei taubeneigroße Anschwellungen beobachtet sind. Vielleicht spricht dabei auch noch etwas



Fig. 445. Arabische Gazelle.

anderes mit. Bekanntlich dient ja die Nase neben ihren anderen Funktionen auch als Luftfilter. Und es mag in den Gegenden, wo diese Tiere leben, infolge häufiger Sandstürme ein besonders leistungsfähiger Filtrierapparat nötig geworden sein, der zur Vergrößerung der äußeren Nase führte.

Es ist klar, daß für schnelle Läufer möglichst lange Gliedmaßen, die möglichst wenig Reibungsfläche dem Boden bieten, von Vorteil sind. Und so können wir wohl die im folgenden zu besprechenden Umformungen der Extremitäten der Huftiere am besten hier anschließen.

Doch will ich hier noch vorausschicken, daß bei den meisten Läufern und Springern das Schlüsselbein rudimentär ist oder ganz fehlt. Da ja die vorderen Gliedmaßen zum Auffangen des Körpers nach dem Sprunge dienen, ist eine möglichst lose, elastische Verbindung der vorderen Extremität mit dem Körper erwünscht, um so zu starke Erschütterungen zu vermeiden. So ist das Schulterblatt nur durch elastische Bänder mit dem Körper verbunden.

Der einfache, fünfzehige, plantigrade Fuß (s. Fig. 448) unterlag bei schnellaufenden Säugern, welche in offenen, weiten Gebieten mit festem Untergrund lebten, einer Anzahl Veränderungen, deren Zweck es war,

einen schnellen, flüchtigen Läufer zu schaffen. Einmal wurde das erreicht durch Verlängerung der Extremitäten überhaupt, dann aber dadurch, daß die Reibungsfläche möglichst verringert wurde. Beides gleichzeitig wurde dadurch erreicht, daß die Sohle hinten angehoben wurde und

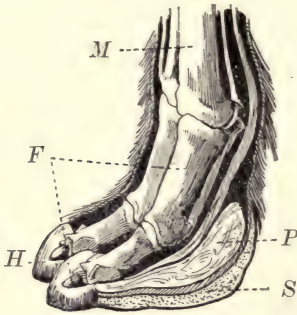


Fig. 446.

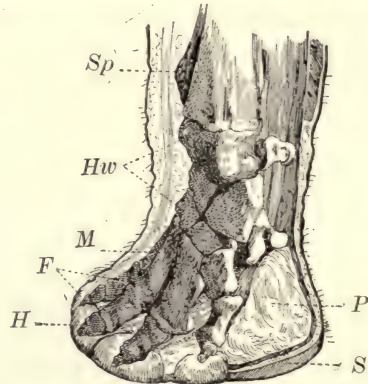


Fig. 447.

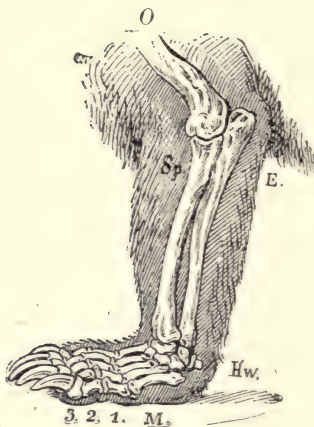


Fig. 448.

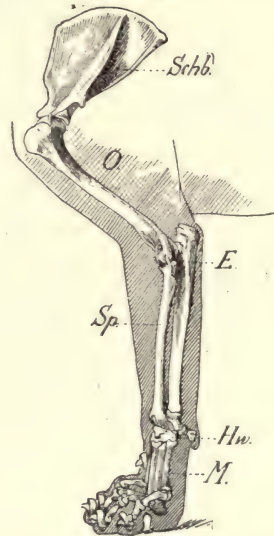


Fig. 449.

Fig. 446 bis 449. Vorderfuß vom Bär (Fig. 448), plantigrad, und vom Kamel (Fig. 446); Hauskatze (Fig. 449), digitigrad; Elephant (Fig. 447), um die verschiedene Art der Zehenstellung zu zeigen. (Nach Schmeil.)

Schb. Schulterblatt; O Oberarm; Sp. Speiche; E Elle; Hw. Handwurzel; M Mittelhandknochen; 1, 2, 3 Fr. in Fig. 448 Fingerglieder; H Nagelglied; P Polster; S Hornsohle.

so aus dem plantigraden Fuß allmählich ein digitigrader Fuß (siehe Fig. 447 u. 449) wurde, d. h. ein solcher, bei dem nur die Zehen noch den Boden berührten, und schließlich im weiteren Verlauf ein unguligrader, ein solcher, der sich allein noch auf die Endphalangen stützt, welche in diesem Fall mit Hufen versehen sind (Ungulata). Hand in Hand damit ging die Verlängerung der Mittelfußknochen.



Diese Aufrichtung hat mancherlei Veränderungen an Hand und Fuß im Gefolge. Zunächst einmal bedingt sie einen festeren Zusammenschluß der Hand- und Fußknochen. Die Metapodien liegen sehr fest aneinander, so daß sie nicht mehr frei beweglich sind, und ordnen sich halbkreisförmig, so daß sie einen Teil eines Rohres bilden.

Durch dieses Emporheben kommen die äußeren kürzeren Zehen außer Zusammenhang mit dem Boden, sie funktionieren nicht mehr, werden mehr oder weniger, sogar bis zum Schwunde, reduziert. Im extremsten Fall bleibt nur eine Zehe erhalten. Phylogenetisch beginnt diese Reduktion an den äußeren Zehen, und die Hinterfüße, die ja stärker belastet, also mehr in Anspruch genommen sind, gehen dabei den vorderen voran.

Diese Veränderungen lassen sich paläontologisch von Stufe zu Stufe



Fig. 450. Beutewolf. (*Thylacinus cynocephalus* Fisch.)  
(Nach einer Photographie des Berliner zoolog. Gartens.)

verfolgen, aber die einzelnen Stufen bestehen noch heute nebeneinander. Tiere, die sich langsam bewegen, wie etwa der Bär (s. Fig. 448), treten noch mit ganzer Sohle auf und besitzen vielfach noch fünf Zehen. Auch die Affen, die keine schnellen Läufer sind, und der Mensch sind außer zahlreichen anderen Sohlengänger. Diese Plantigradie treffen wir auch meist noch bei grabenden Tieren, wie dem Dachs und dem Maulwurf. Bei schnellerer Bewegung, wie sie bei Hund und Katze (s. Fig. 449) nötig ist, berührt die Sohle den Boden nicht mehr. Diese Tiere stehen auf dem Zehenballen und dem letzten Phalangenglied und es geht die große Zehe verloren, während der Daumen noch erhalten bleibt; nur dem schnellen Dauerläufer *Lycaon* fehlt er. Die Metapodien zeigen schon bei ihnen eine Verlängerung, eine Zusammendrängung und halbkreisförmige Anordnung.

Interessant ist, daß unter den Beuteltieren, die ja so oft die anderen Säugetiergruppen kopieren, auch eines, *Thylacinus* (s. Fig. 450), sich nach

der Richtung der Hunde verändert und als schneller Läufer entwickelt hat; dementsprechend ist er digitigrad geworden, der Hallux ist verschwunden und die Extremitäten sind stark verlängert.

Weiter aber gehen die Veränderungen bei den Huftieren, einzelnen Beuteltieren, Nagern, Insektivoren, die wir jetzt betrachten wollen.

Um zunächst mit den Huftieren zu beginnen, so finden wir einen ursprünglichen plantigraden Fuß; etwa wie ihn die eoänen, primitiven, plantigraden Huftiere besaßen, nur noch im Vorderfuß von *Procavia* (s. Fig. 457); allerdings ist der erste Finger schon so stark reduziert, daß er keinen Nagel mehr trägt, aber in der Mittelhand ist noch ein freies Centrale vorhanden. Die Handwurzelknochen alternieren nicht, sondern sind serial angeordnet, d. h. das Cuneiforme stützt sich nur auf das Unciforme, das Lunare nur auf das Magnum, das Scaphoid auf das Trapezoid und Trapezium. Diesen auch taxepod genannten Zustand zeigt bis zu einem gewissen Grade auch der Hinterfuß von *Procavia capensis* (Fig. 456), insofern als sich der Astragalus nur auf das Naviculare, der Calcaneus nur auf das Cuboid stützt und beide Gelenke ungefähr in gleicher Höhe liegen. Bei *Procavia arborea* ist aber mit dieser Anordnung gebrochen, da der Astragalus schon auf das Cuboid übergreift.

Hervorzuheben ist übrigens, daß bei *Procavia* der dritte Finger am stärksten entwickelt ist. Es machen sich nämlich bei den Huftieren zwei verschiedene Entwicklungsrichtungen geltend. Bei der einen fällt die Extremitätenachse in die Mitte des dritten Fingers, demgemäß wird dieser stark entwickelt und die anderen rudimentär, das sind die Unpaarzeher, Perissodaktylen, Mesaxonia, oder sie fällt zwischen dritte und vierte Zehe, so daß diese gleichmäßig entwickelt sind, das sind die Paarzeher, Artiodaktylen oder Paraxonia.

Einen Schritt weiter in der Aufrichtung führen uns die Elefanten (s. Fig. 447). Ihr Fußskelett ist gleichfalls noch sehr ursprünglich, wie das in der Jugend stets noch freie Centrale zeigt. Auch sind noch alle fünf Finger vorhanden, aber die Nägel des ersten und fünften Fingers können fehlen und die Endphalangen verknöchern spät und unregelmäßig, wie H. Virehow gezeigt hat, so daß man den Eindruck erhält, „einem Reduktionsprozesse beizuwohnen“. Der Fuß ist hier schon mehr aufgerichtet, namentlich stehen am Vorderfuß die Metacarpalia senkrecht in die Höhe. Aber in Anpassung an das gewaltige Gewicht machen sich hier noch Erscheinungen anderer Art geltend. Zunächst einmal stecken sämtliche Zehen in einer gemeinsamen Haut, aus der nur die Nägel heraussehen, so daß das Bein eine von oben bis unten gleiche Säule bildet und so mit seinem Klumpfuß an die Landschildkröten erinnert. Nun ruht aber, Virehow zufolge, keine der Endphalangen direkt auf dem Boden, sondern auf weichen Polstern. Ein besonders mächtiges Polster hat sich hinter und unter den Zehen entwickelt, so daß das Tier wie auf einem „Kautschukkissen“ wandelt.



Andere Anpassungen an das Gewicht finden sich in den breiten Darmbeinen, in der vertikalen Stellung des Hüftbeins, das nach außen gerichtet ist, und in der Hüftpfanne, die nach abwärts schaut (s. Fig. 470), Einrichtungen, die auch sonst bei sehr schweren Tieren vorkommen, wie *Megatherium* und *Hippopotamus*. Auch sind Humerus und Femur annähernd senkrecht gestellt, so daß der Unterarm- bzw. Unterschenkelwinkel nur ganz unbedeutend ist. Dazu kommt ferner die sonst bei keinem Säugetier beobachtete mächtige

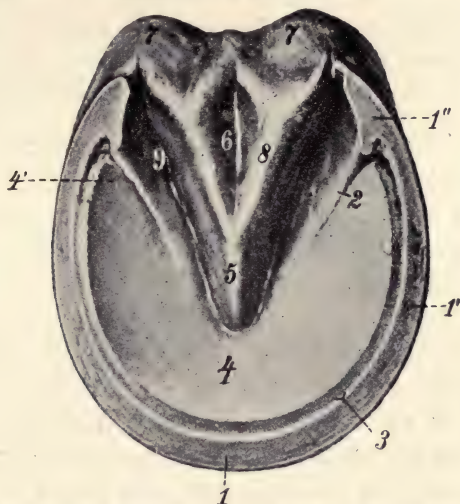


Fig. 451. Sohlenfläche des rechten Vorderfußes eines Pferdes. (Nach Ellenberger u. Baum.)  
1 Zehenteil; 1' Seitenteil; 1'' Trachtenteil des Tragrandes der Hornwand; 2 Eckstrebenwand;  
3 weiße Linie; 4 Hornsohle; 4' Sohlenschenkel; 5 Strahlspitze; 6 mittlere Strahlfläche; 7 Horn-  
ballen; 8 Strahlchenkel; 9 seitliche Strahlfläche.

Entwicklung der Ulna, deren obere Gelenkfläche breiter ist als die des Radius und die den Hauptanteil an der Bildung der Gelenkfläche für den Oberarm hat. Ferner sind Ulna und Radius beständig überkreuzt (s. Fig. 468).

Übrigens geht auch bei den Elefanten die Hauptgewichtsachse durch den dritten Finger, der demgemäß am kräftigsten ist.

An den Elefanten schließen sich am besten die Tapire (s. Fig. 458) und Rhinoceros (s. Fig. 459) an, bei denen die Phalangen zwar schon steil aufgerichtet sind, bei denen aber die Zehenballen zu einem großen elastischen Kissen verschmelzen, das ähnlich wie beim Elefanten die Phalangen von hinten her stützt. Bei ihnen findet auch schon Reduktion der Zehen statt, deren Zahl bei *Tapirus* vier vorn und drei hinten, bei *Rhinoceros* drei an allen Füßen beträgt. Bei ihnen begegnen wir auch einer Verschiebung in der Anordnung der Hand- und Fußknochen, als deren Resultat eine alternierende Anordnung dieser Knochen erscheint. Es liegt hierbei einer Fuge in der unteren Reihe ein Knochen in der oberen gegenüber, ein Zustand, der als *Diplarthrie* bezeichnet wird. Hierdurch wird einmal größere Festigkeit und eine gewisse

stoßmildernde Elastizität erreicht. Ein Schema wird diese Zustände am besten erläutern.

T a x e o p o d i e.				
Scaphoid		Lunare	Triquetrum	
Trapezium	Trapezoid	Magnum	Unciforme	
Digitus I	Digitus II	Digitus III	Digitus IV	Digitus V

D i p l a r t h r i e.				
Scaphoid		Lunare	Triquetrum	
Trapezium	Trapezoid	Magnum	Unciforme	
(Digitus I)	Digitus II	Digitus III	Digitus IV	(Digitus V)

Im Fuß tritt bei der Diplarthrie der Astragalus außer mit dem Naviculare auch mit dem Cuboid in Verbindung.

Bei Rhinoceros und Tapir werden nun auch richtige Hufe gebildet, d. h. Hornplatten, welche das Ende jedes Zehens ringsherum bekleiden. Beim Rhinoceros sind diese Hufe vollständig abgeschlossen gegen den Zehenballen, aber beim Tapir (s. Fig. 453) dringen diese noch mit einem zapfenartigen Fortsatz in die Hornsohle ein. Der Huf selbst erreicht dann seine höchste und reichste Ausbildung unter den Perissodaktylen beim Pferd (s. Fig. 451), wo er als ein fester Schutz den einzigen Finger allseitig umgibt. Beim Pferd ist nämlich im weiteren Verlauf der Reduktion allein der Mittelfinger noch ganz erhalten, und vom Finger 2 und 3 nur einige äußerlich nicht mehr wahrnehmbare Reste, die „Griffelbeine“ (s. Fig. 452). Die Phalange dieses einen Fingers wäre natürlich leicht Dislokationen ausgesetzt, da sie ja seitlich nicht gestützt ist, und so hat sich bei ihr, wie auch bei den Artiodaktylen an den Gelenken, ein besonders starker Mediankamm ausgebildet.

Der Artiodaktylenfuß unterscheidet sich vom Perissodaktylenfuß dadurch, daß bei ihm Zehe 3 und 4 zu besonderer Entwicklung kommen. Die übrigen Veränderungen erfolgen in analoger Weise wie bei den Perissodaktylen und mögen aus beistehenden Figuren entnommen werden. Am primitivsten ist Hippopotamus (Fig. 460). Die Metapodien der beiden Mittelzehen sind zunächst nur fest und unbeweglich miteinander verbunden, wie beim Schwein (Fig. 461), verwachsen aber bei allen Wiederkäuern zu einem einheitlichen Knochen, dem „Kanonenbein“. Hyamoschus mit den noch nicht verwachsenen, aber fest zusammengepreßten Metapodien bildet den Übergang dazu (Fig. 462), während bei allen anderen noch eine mediane Furche die ursprüngliche Verwachsung anzeigt. Zum Unterschied von den Perissodaktylen bleiben vom Digitus V und II die Phalangen erhalten, dagegen werden die Metapodien rudimentär. Je nachdem, ob entweder die oberen Enden bestehen bleiben oder die unteren, unterscheiden wir bei den Hirschen Plesiometacarpalia (Fig. 463; alle altweltlichen Hirsche



mit Ausnahme von Reh und Elch) und Telemetacarpalia (Fig. 464; alle neuweltlichen Hirsche, ausgenommen die Wapiti, ferner Reh und Elch, Fig. 463).

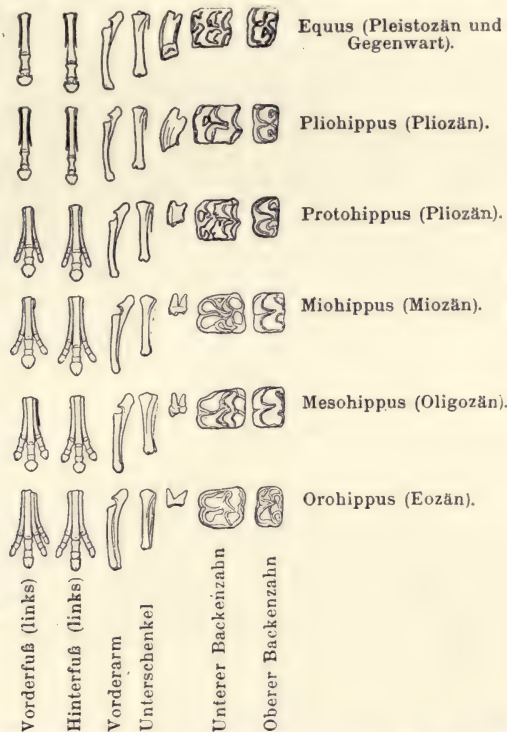


Fig. 452. Die Umformung der Gliedmaßen und Zähne im Laufe der Stammesgeschichte der Pferde. (Nach Marsh aus Hirnes.)

Im letzteren Falle bleiben immer noch kleine Stücke des oberen Endes erhalten. Die Metapodien schwinden gewissermaßen von der Mitte her.

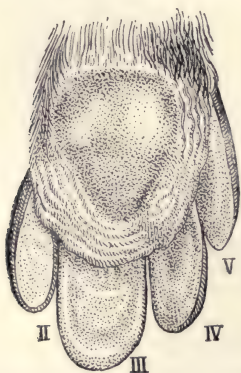


Fig. 453. Sohlenfläche der Hand von *Tapirus indicus*. (Nach Weber.)



Fig. 454. Fuß der Gemse von der Unterseite. (Nach Schmeil.)

Dieses auffallende Verhalten läßt sich vielleicht so erklären, daß die Enden wegen der Verbindung mit den folgenden Knochen konstanter sind, daß

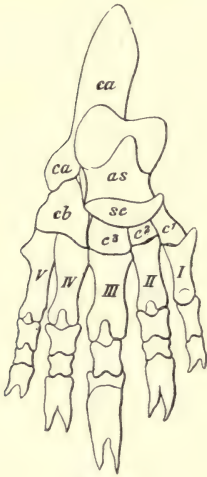


Fig. 455.



Fig. 456.

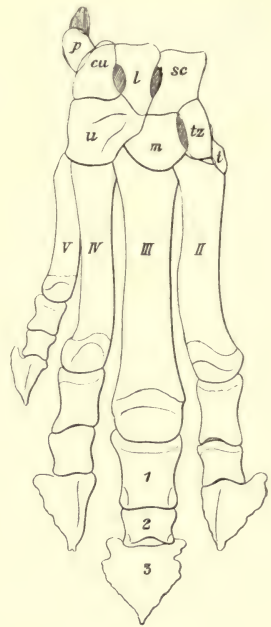


Fig. 458.

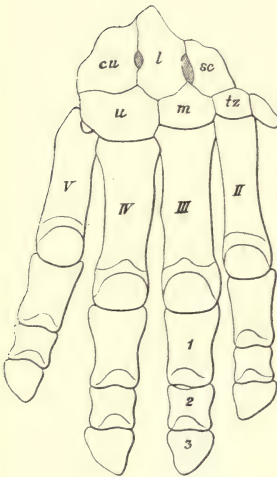


Fig. 460.

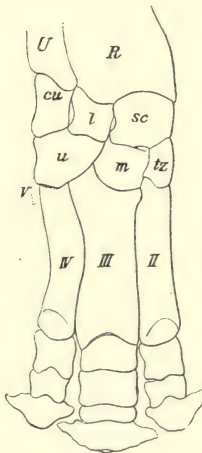


Fig. 459.

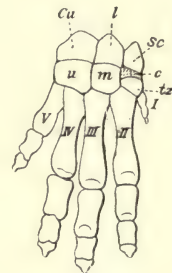


Fig. 457.

Fig. 455—460. Figuren, um die Umbildung des Fußskelettes zu zeigen.

(Nach Figuren von Leuthardt zusammengestellt.)

Hinterfuß von *Manis pentadactyla* (Fig. 455) und von *Proavia capensis* (Fig. 456).  
*ca.* Calcaneus; *as.* Astragalus; *cb.* Cuboid; *sc.* Naviculare (Scaphoid); *cI—III* Cuneiforme I—III.  
 Vorderfuß von *Proavia capensis* Fig. 457; *Tapirus indicus* Fig. 458; *Rhinoceros unicornis* Fig. 459;  
*Hippopotamus amphibius* Fig. 460; *Sus scrofa* Fig. 461; *Hyaemoschus* Fig. 462; *Alces alces* Fig. 463;

andererseits die seitlichen Metapodien, da sie rudimentär sind, die Streckung der mittleren nicht mitmachen und so gewissermaßen in der Mitte zerreißen. Beim Rind (Fig. 465) gehen auch die oberen Teile der Metapodien verloren. Und bei Giraffe (Fig. 466) und Okapi schwindet schließlich jede Spur der seitlichen Zehen.



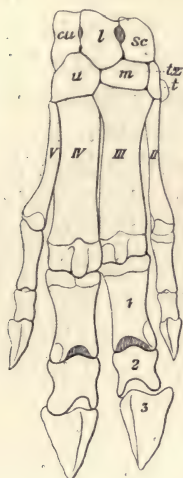


Fig. 461.

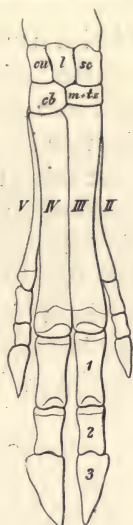


Fig. 462.

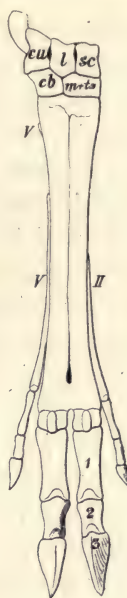


Fig. 463.



Fig. 464.



Fig. 465.

Fig. 461—466. Figuren um die Umbildung des Fußskelettes zu zeigen.  
(Nach Figuren von Leuthardt zusammengestellt.)

Cervus dama Fig. 464; Bos indicus Fig. 465; Camelopardalis giraffa Fig. 466; P Pisiforme; cu. Ulnare (Cuneiforme); l Intermedium (Lunare); sc. Radiale (Scaphoid); u Carpale IV u. V (Uncinatum); m Magnum; tz. Trapezoid; t Trapez; l—V Metacarpalia bzw. Metatarsalia; 1—3 Phalangen; Perissodaktylen Fig. 467—469; Artiodaktylen Fig. 460—466.

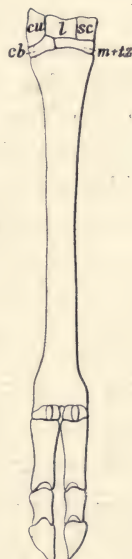


Fig. 466.

Die erhaltenen Finger sind alle von Hufen umkleidet. Daß diese noch weiter anpassungsfähig sind, zeigen auf der einen Seite die schmalen, mit scharfen Rändern versehenen Hufe der Bergtiere, wie Gemsen (s. Fig. 454), Ziegen usw., auf der anderen Seite die stark verbreiterten Hufe der Rentiere und Elche, welche das Einsinken im Schnee und Sumpf verhüten sollen.

Die beiden äußeren Finger fehlen nur den Giraffen, einschließlich Okapi, und den Tylopoden. Diese letzteren besitzen auch keine eigentlichen Hufe, sondern kleine Nägel mit gekrümmter Hornwand. Es wird denn bei ihnen auch abweichend von den übrigen Artiodaktylen nicht das Ende der Nagelphalanx, sondern die Zehe bis zur dritten Phalange aufgesetzt. Es hat sich nämlich bei ihnen, wohl in Anpassung an das Gehen auf dem losen Wüstensande und zugleich an das Gewicht des schweren Körpers, eine exzessive Entwicklung der Sohlenballen herausgebildet, welche ein in hohem Grade elastisches erweiterungsfähiges Kissen bilden, in welchem die beiden Finger fast vollständig verbunden gemeinsam eingebettet sind (s. Fig. 446). Es ist klar, daß hierdurch das Einsinken im Wüstensande verhindert wird (vgl. Fuß des Straußes Fig. 294). Bei den Lamas, welche im Gebirge wohnen, hat jede Zehe einen selbständigen Zehenballen.

Am klarsten wird der Wert und die Bedeutung dieser geschilderten Umbildungen, wenn wir zwei etwa gleich hohe Tiere miteinander vergleichen, wie Kamel und Elefant (s. Fig. 467—470). Bei letzterem ist die Hand kurz geblieben, infolgedessen mußten sich Ober- und Unterarm (bzw. -schenkel) strecken. Beim Kamel dagegen streckten sich die verwachsenen Metapodien, Oberarm und Unterarm (bzw. -schenkel) blieben kurz. Bei ihm fand eine Vereinfachung des Knochengerüsts durch Wegfall einer Anzahl von Knochen statt. Hierdurch wurde einmal eine größere Leichtigkeit und durch Wegfall von drei Zehen eine geringere Reibungsfläche erzeugt. Dann auch wurde die Gefahr der Verletzung oder Zerrung, die zahlreiche Knochenverbände darboten, auf ein Minimum herabgesetzt. Ferner wurde die Stabilität durch Verwachsung der Metapodien gesteigert.

Beim Elefanten dagegen sehen wir schon im Unterarm statt des einen Knochens beim Kamel zwei auftreten, weil wohl der so verlängerte Unterarm nur durch zwei, noch dazu eigenartig angeordnete Knochen die nötige Tragkraft erhalten konnte. Noch mehr überragt die Zahl der Knochen der weiter abwärts gelegenen Teile des Fußes beim Elefanten die des Kameles. Um hier die nötige Stabilität zu schaffen, war die Umhüllung der Zehen mit einer gemeinsamen Haut nötig.

So stellt der Fuß des Elefanten eine Säule mit größtmöglicher Tragkraft dar, dem aber der leichte Bau und die Schnelligkeit des Kamelfußes abgeht.

Die ganze Umänderung des Fußbaues, die wir hier kennen lernten, nahm wahrscheinlich ihren Ausgang aus Anpassungen an Steppen, von wo aus erst sekundär wieder manche Huftiere zum Waldleben zurückkehrten. Es scheint nämlich, als ob das Leben in offenen Steppen mit seinen viel strengerem Anforderungen an den tierischen Körper auf diesen stärker umbildend wirke, als ein Leben in dem viel mehr Schutz bietenden Walde. Und so finden wir meistens die Steppentiere höher spezialisiert, einseitiger



angepaßt als ihre nächstverwandten Waldtiere. Der Bison mit seinem übermäßig erhöhten Vorderkörper, seinen sehr hohen Backenzähnen, ist spezialisierter als der den Wald bewohnende Wisent mit seinen niedrigeren Backenzähnen und normalem Verhältnis zwischen Vorder- und Hinterhand. Dasselbe Verhältnis finden wir bei Giraffe und Okapi. Von den Nashörnern

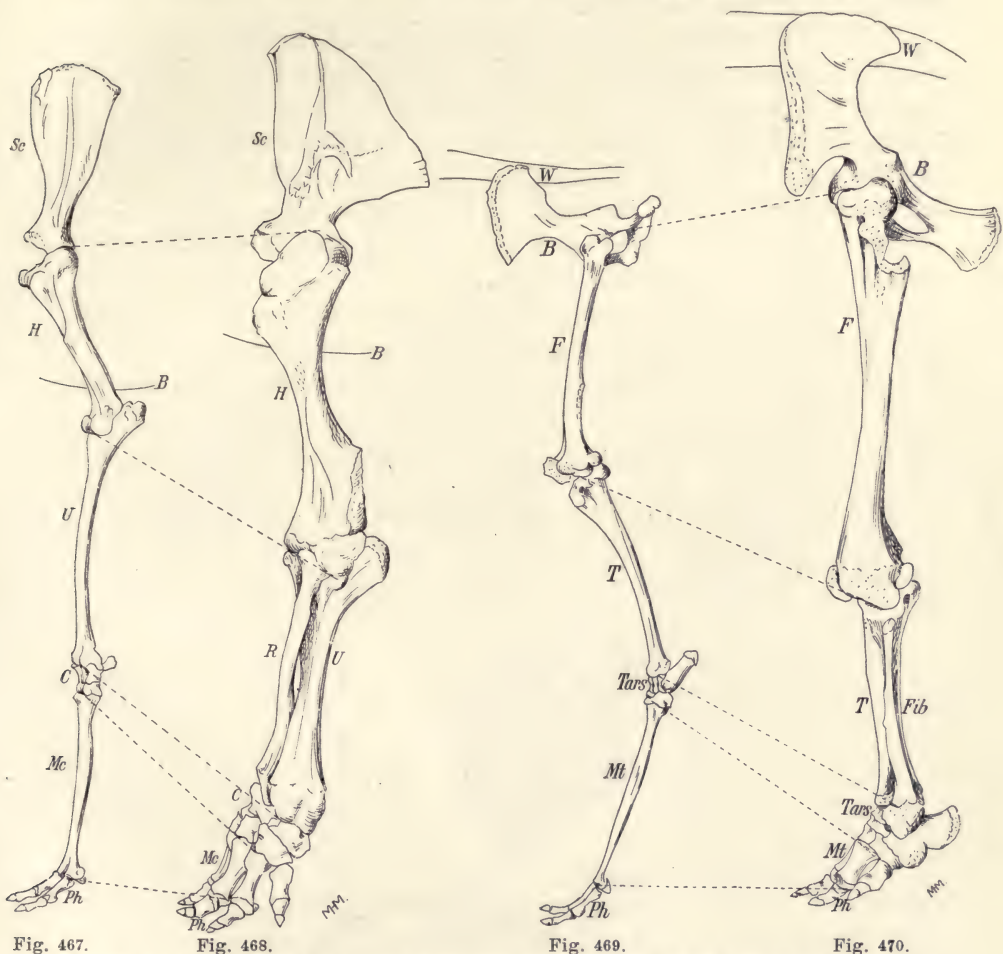


Fig. 467.

Fig. 468.

Fig. 469.

Fig. 470.

Fig. 467 bis 470. Vordere und hintere Extremität von Kamel und Elefant, sollen die verschiedene Länge und Ausbildung der einzelnen Abschnitte bei annähernd gleich hohen Tieren zeigen. Fig. 467 vordere und Fig. 469 hintere Extremität vom Kamel; Fig. 468 vordere und Fig. 470 hintere Extremität vom Elefanten.

Bei den Vorderextremitäten: *Sc.* Scapula; *H* Humerus; *R* Radius; *U* Ulna (beim Kamel beide verwachsen *R + U*); *C* Carpus; *Mc.* Metacarpus; *Ph.* Phalangen; *B* Lage des Unterrandes des Brustbeins. Bei den hinteren Extremitäten: *B* Becken; *F* Femur; *T* Tibia; *Fib.* Fibula; *Tars.* Tarsus; *Mt.* Metatarsus; *Ph.* Phalangen; *W* Lage der Wirbelsäule (Orig.).

erweisen sich die typischen Steppennashörner, wie *Rhinoceros simus*, *merckii*, *antiquitatis*, durch den eigenartig kammartig verbreiterten Inzisivteil des Unterkiefers und die Verwachsung von Crista und Gegensporn als höher organisiert, wie die anderen Nashörner. Besonders die

asiatischen, ausschließlich den Wald bewohnenden Formen erweisen sich durch niedrigen Unterkiefer und Besitz von Schneidezähnen als relativ primitiv. Andererseits war *Elasmotherium* der sibirischen Steppen die höchst spezialisierte Nashornform. Und von den Elefanten zeigt sich die ausgeprägteste Steppenform, das Mammut, dem Zahn- und Fußbau nach gleichzeitig als spezialisierteste.

So läßt sich wohl als allgemeine Regel sagen, daß das Leben in Steppen schnell zu hoher Spezialisierung führt. Hierin liegt aber eine Gefahr für die Lebensdauer der betreffenden Tierstämme. Und in den vorstehenden Zeilen sind viel Beispiele zu finden dafür, daß die Steppenform ausstarb, die Waldform aber am Leben blieb. Es sei hier nur nochmals an *Bison priscus* erinnert, den erloschenen *Bison* der europäischen Diluvialsteppe, den nächsten Verwandten von *Bison americanus*, und an *Bison europaeus*, und ferner sei noch angeführt der diluviale *Alces latifrons*, dessen übermäßige Geweihbildung allein auf ein Steppenleben deuten würde, auch wenn er nicht, wie in Mosbach, mit einer ausgesprochenen Steppenfauna vergesellschaftet gewesen wäre, den der waldbewohnende *Alces palmatus* lange überdauert hat.

#### 4. Klettern und Baumleben.

Die Umgestaltungen, die das Baumleben am Körper hervorruft, sind nicht sehr eingreifender Art. Nur wenn damit eine mehr aufrechte Körperhaltung verbunden ist, wird die Form des Leibes verändert. Die



Fig. 471. *Tarsius spectrum*. (Nach Haacke.)

ursprüngliche Form des Thorax ist die kielförmige, mit großem dorso-ventralen und kleinerem transversalen Durchmesser. Bei den Anthropomorphen wurde sie mehr faßförmig durch mit Verbreiterung verbundene



Kürzung des Brustbeins und Verminderung der mit ihm in Verbindung tretenden Rippen. Die Ursache liegt wohl in der anderen Belastung des Körpers, indem die Zugrichtung nicht wie bei den auf ebener Erde lebenden Tieren von oben nach unten, sondern mehr seitlich wirkte. Da sich ferner, wie ontogenetisch durch die Beobachtung der Verschiebung des Beckens nach vorn nachgewiesen wurde, der Rumpf verkürzte, das Atembedürfnis aber dasselbe blieb, so mußte sich die Pleurahöhle mit der Lunge nach der Seite ausdehnen und das Herz erhielt eine mehr schräge Stellung, indem seine Spitze nach links verlagert wurde.

Eingreifender verändernd wirkte das Baumleben auf die Extremitäten ein, und zwar auf deren distale Teile, Hand und Fuß, während die proximalen



Fig. 472. Hand von *Pseudochirus canescens* (Nach Oldf. Thomas.)



Fig. 473. Hand von *Dactylopsila trivirgata*. (Nach Oldf. Thomas.)



Fig. 474. Hinterfuß von *Didelphys (Metachirus) medicaudata*. (Nach Oldf. Thomas.)

weniger umgestaltet wurden. Wir müssen aber dabei zwei Prinzipien der Anpassung unterscheiden, die sich danach richten, ob die Extremitäten den Körper, wie auf ebener Erde, stützen, oder ob er an ihnen hängt, das Tier sich „hangelnd“ fortbewegt.

Im ersteren Fall laufen die Tiere auf den Zweigen wie auf ebener Erde. Und in den einfachsten Fällen werden nur spitze, feste Krallen erworben, wie bei den Katzen, und der Körper erhält im langen buschigen Schwanz ein Balancierorgan, wie es Eichhörnchen und Marder aufweisen. In diesem Fall kann sogar der Daumen rückgebildet sein wie bei den Eichhörnchen, wo nur noch ein kleiner Stummel vorhanden ist, oder ganz schwinden, wie bei den Katzen.

In wenigen Fällen kann es zur Ausbildung besonderer Haftorgane, wie bei den Geckonen, kommen, doch sind sie auch dann meist bei den Säugtieren unvollkommen entwickelt. Bei der tibetanischen Wasserspitzmaus *Nectogale* sollen die Sohlenscheiben der Füße zu Saugescheiben geworden sein, mit denen sich die Tiere an glatten Felsen ihrer Flüsse anheften können. Ähnlich wirkt die Sohlenfläche des Procaviidenfußes, der gleichfalls zum Teil zum Klettern auf Felsen benutzt wird, durch die Anordnung der Sohlen-

ballen wie ein Saugnapf, ebenso wie die breiten Scheiben an den Finger- und Zehenenden von Tarsius (vgl. Fig. 475) und die schwienartige Entwicklung am Fuß einiger Fledermäuse. Bei diesen Tieren kann es aber auch zur Entwicklung echter Saugnäpfe kommen. Solche sind jedoch nur ausgebildet bei der Familie der Thyropteridae aus dem tropischen Südamerika und den Myxopodidae aus Madagaskar (Fig. 492 u. 493). Doch finden wir bei einigen anderen, wie *Vespertilio pachypus*, *Glischropus nanus* mit ihren Falten und Wülsten an der Fußsohle schon einen Anfang zu derartigen Bildungen.

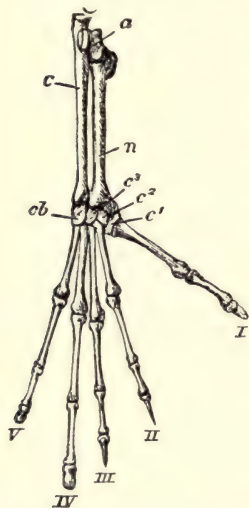


Fig. 475. Rechter Fuß von *Tarsius spectrum*. (Nach Flower.)

*a* Astogalus; *c* Calcaneus;  
*cb* Cuboid; *n* Naviculare;  
*c1*—*c3* Cuneiforme 1—3.

Meistens werden Hände und Füße, wie beim Chamäleon, zu Klammerorganen umgestaltet. Jedoch geschieht das nur bei einigen Beuteltieren in einer an diese Tiere erinnernden Weise. Bei *Pseudochirus* (Fig. 472) und *Phascolarctos* sind nämlich der 1. und 2. Finger den anderen dreien gegenübergestellt, eine Zangenhand, wie sie sonst bei Säugern nicht wieder vorkommt. Eine Art Übergang dazu findet sich bei *Marmosa*, bei dem außer dem ersten auch noch der zweite Finger den übrigen gegenübergestellt werden kann, aber nicht immer gegenübergestellt ist. Bei Gelegenheit dieser Reptilienähnlichkeit sei auf den eigentümlichen Bau der Hand von *Dactylopsila* (Fig. 473) hingewiesen. Die langen Zehen, von denen die vierte die längste ist, zeigen ganz die Form und die Verhältnisse kletternder Reptilien (vgl. Fig. 177). Bei *Metachirus* (Fig. 474) ist der Daumenballen eigenartig verlängert, eine Art zweiten Daumen bildend. Bei ihnen sehen wir auch die für alle kletternden Beuteltiere charakteristische Furchung der Ballen; bei nicht-kletternden sind sie glatt.

Von den eben genannten Ausnahmen abgesehen, ist gewöhnlich nur die erste Zehe der Opponierbarkeit und Abduktion fähig. Diese Beweglichkeit wird dadurch erzielt, daß das Cuneiforme I bzw. Trapezium ein Sattelgelenk erhalten. Bilden sich bei stützenden Extremitäten gute Springer aus, so werden stets die Hinterbeine sehr verlängert, wie beim Eichhörnchen, den Halbaffen u. a. Gewöhnlich strecken sich dabei die beiden oberen Abschnitte. Niemals geschieht die Streckung im Mittelfuß, da ja der Fuß nichts an Kraft einbüßen darf. So finden wir denn, wo ausnahmsweise eine Streckung der Fußknochen stattfindet, diese in seinen hintersten Abschnitten, vorn im



Fig. 476. Linke Hand von *Perodicticus calabaricus* Smith. (Nach Huxley aus Abel.)



Naviculare und hinten im Astragalus, und zwar nur bei folgenden Halbaffen: Tarsius (s. Fig. 475), den Chirogalei und Galaginae. Sonst findet die Streckung in den beiden oberen Abschnitten der Hinterextremität statt. So wurde der Fuß verlängert, ohne an Festigkeit und Greiffähigkeit einzubüßen, denn der Daumen dieser Tiere blieb opponierbar.

Die Bedeutung des Daumens bei Stützfunktion zeigt sich dem Menschen klar, wenn er etwa beim Turnen am Reck den „Handstand“ machen will.



Fig. 477. *Choloepus didactylus* kletternd. (Photographie nach Muybridge.)

Man merkt dann auch, daß dem Zeigefinger wenig Bedeutung dabei zukommt. So konnte er denn auch bei *Nycticebus* und *Perodicticus* als eine auffallende Ausnahme, also ein Finger aus der Mitte heraus, rudimentär werden, aber der Daumen blieb erhalten. Bei *Perodicticus* erstreckte sich diese Reduktion auch noch auf den dritten Finger (s. Fig. 476), (vgl. *Phyllo-medusa* S. 205, *Vögel* S. 446).

Wenn wir Menschen aber am Reck hängen, stellen wir den Daumen den anderen Fingern nicht gegenüber, sondern legen ihn daneben, wir bilden also aus unserer Hand einen Haken. Dies zeigt, daß der Daumen



Fig. 478. Daumenlose Hand eines Klammeraffen (*Ateles geoffroyi*). (Nach Haacke.)

überflüssig ist, wenn die Tiere an den Bäumen sich hangelnd fortbewegen; hier werden nicht Klammern, sondern Haken von Vorteil sein. Die Anpassung an dieses zweite Prinzip der Fortbewegung finden wir bei Affen, wie *Ateles* und den Anthropoiden, und unter den Edentaten bei den Faultieren (s. Fig. 477), dem kleinen Ameisenfresser und den Maniden (mit Ausnahme von *M. gigantea*, die nicht klettert).

Diese Art der Fortbewegung wirkt gerade umgekehrt wie die erste. Ist

auf Schnelligkeit abgezielt, so verlängern sich die Vordergliedmaßen. Im Extrem ist dies bei *Hylobates* der Fall, wo sogar auch die Hände an der Verlängerung teilnehmen. Der Daumen als überflüssig tritt gegen die anderen Finger zurück und kann ganz schwinden, wie bei *Ateles* (s. Fig. 478). Er ist bei allen Menschenaffen mehr oder weniger rudimentär. Dies und die Verlängerung der Arme sprechen außer anderem gegen eine Ableitung des Menschen vom Menschenaffen, die sich hierin schon als höher spezialisiert ausweisen. Sonst zeigt sich die Hand der Affen noch ziemlich primitiv, da namentlich meist noch alle Handwurzelknochen frei sind.

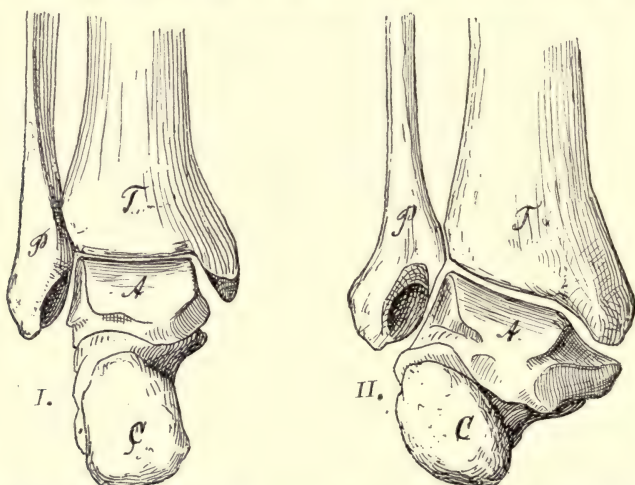


Fig. 479. Fußgelenk *I* vom Menschen, *II* vom Gorilla. (Nach Topinard aus Weber.)  
T Tibia; P Fibula; A Talus; C Calcaneus.

Dagegen ist der Fuß der Menschenaffen, abgesehen davon, daß er ein Greiffuß ist, insofern etwas umgewandelt, als Astragalus und Calcaneus nicht in der Verlängerung der Tibia liegen, sondern nach einwärts stehen. Die Folge davon ist eine Schrägstellung des Fußes, welche sich darin äußert, daß die Tiere beim Gehen auf ebener Erde nur den äußeren Rand des Fußes aufsetzen und nicht wie der Mensch die ganze Fußsohle (s. Fig. 479). Welchen Vorteil diese Fußstellung beim Umfassen der Zweige beim Klettern bietet, ist klar. Beim Gibbon, der sich ja vorwiegend mit Hilfe seiner Vorderextremitäten bewegt, ist dies weniger der Fall. Er tritt denn auch auf dem Erdboden mit ganzer Sohle auf und läuft dort infolgedessen auch mit frei emporgerichtetem Körper, während er die Hände über dem Kopf hält, ähnlich wie dies die *Indrisinae* tun, während die Menschenaffen sich bei der Bewegung auf ebener Erde auf die Hände stützen. In weiterer Anpassung stehen beim Gorilla die Haare am Unterarm nach rückwärts, so daß dort die Haut gegen eindringendes Wasser bei Regen besser geschützt ist.



Weiter als bei den Affen gehen die Umgestaltungen in der Hand der Edentaten. Schon bei den Maniden finden wir eine starke Verlängerung der zweiten und dritten Zehe, die bei *Choloepus* nur noch allein funktionieren, da die erste und vierte rudimentär, die fünfte verschwunden ist, so daß sie dem Modell des Hakens schon sehr nahekommen. Bei *Cycloturus* ist es fast ganz erreicht, indem der mächtige dritte Finger allein die Körperlast trägt, denn der daneben noch ausgebildete zweite dürfte seiner Schwäche wegen beim Klettern nicht sehr in Betracht kommen, mag aber beim Ergreifen der Nahrung wohl eine Rolle spielen. Dieser Fuß hat sich wahrscheinlich aus einer grabenden Extremität entwickelt (vgl. S. 590). Den Übergang mag *Tamandua* zeigen, dessen Hand zum Graben und Klettern dient und bei dem der fünfte Finger schon rudimentär ist. Bei *Bradypus* sind zwar noch drei Zehen vorhanden, aber infolge der ausgedehnten Verwachsungen, besonders des Fußes, in der distalen Tarsalreihe, an der sogar noch die Metatarsalien teilnehmen, wirken sie tatsächlich als ein einziger Haken (s. Fig. 480). Es verschmelzen hier nämlich die distalen Tarsalia und die drei Metatarsalia zu einem einzigen Knochen, von dem nur Astragalus und Calcaneus ausgeschlossen sind. Außerdem sind Finger und Zehen von einer gemeinsamen Haut umschlossen. Bei *Bradypus* ist auch die umgeschlagene Stellung der letzten Phalangen die normale, so daß die Tiere, wenn sie geschossen sind, auch nach ihrem Tode noch an den Ästen hängen bleiben, wozu noch eine eigenartige Anordnung der Sehnen beiträgt.

Die hängende Körperhaltung hatte wichtige anderweitige Umgestaltungen bei den Faultieren im Gefolge. Sie führte zu einer Verlagerung der Eingeweide, es wurde z. B. die Leber über den Magen verlagert. Die Richtung der Haare wurde eine andere, von allen Säugetieren abweichende. Eine größere Beweglichkeit des Kopfes wurde nötig. Diese wurde durch Reduktion der zwei vordersten Rippenpaare erreicht. Hierdurch stieg die Zahl der Halswirbel auf neun; so erhielt der Kopf eine erhöhte Beweglichkeit und der Kopf kann gedreht werden, bis das Gesicht im Nacken steht, wie bei Vögeln. Um den Drehungen des Halses folgen zu können, hat wohl auch die Trachea jene auffallende Länge erreicht, die sie in Ruhelage zur Aufrollung in der Brusthöhle zwingt. Daß diese Erwerbung eine verhältnismäßig neue ist, geht aus L. Simons Beobachtungen hervor, wonach die Windungen erst postembryonale Bildungen sind.

Bei diesen Tieren sind dann auch die Krallen mächtig entwickelt, da es



Fig. 480. Rechter Fuß von *Bradypus* tridactylus von oben.

(Nach Weber.)

c Calcaneus; t Talus; a verschmolzene distale Tarsalia und Metatarsalia.

Der Vorsprung jenseits entspricht der rudimentären 1. und 5. Zehe.

darauf ankam, dem Haken — denn nur als solcher werden die vier Füße verwendet — möglichste Sicherheit zu geben.

Bei den Affen und vielen anderen Tieren, wo die Vorderfüße noch als Hände dienen mußten, wäre eine solche Entwicklung der Krallen un Zweckmäßig gewesen. Bei ihnen verlängerten sich die Finger und die Krallen wurden zu flachen Platten, Nägeln, die die Finger nur noch von oben her schützen. Es ist interessant, zu sehen, daß der rudimentäre Daumen des Eichhörnchens schon ein nagelartiges Gebilde zeigt, während die anderen Finger Krallen tragen.

Bei den Prosimiern, die wohl von krallentragenden Tieren abstammen, hat der Daumen immer einen Nagel, der zweite Finger eine Kralle. Dies ist wohl auf eine Stufe mit der Neigung zur Rückbildung des zweiten Fingers in dieser Ordnung zu stellen. Bei *Tarsius* trägt außerdem der dritte und bei



Fig. 481. Plantarfläche des rechten Fußes von *Hylobates syndactylus*. (Nach Dollo aus Weber.)  
Daumen opponierbar, Syndaktylie der 2. u. 3. Zehe.

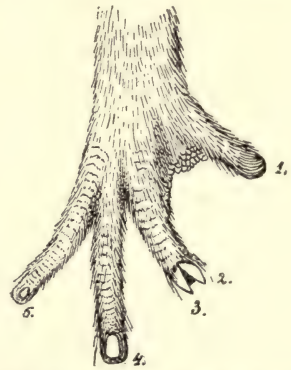


Fig. 482. Rechter Fuß von *Tarsipes rostratus*. (Nach Dollo aus Weber.)  
Syndaktylie und beginnende Reduktion des 2. u. 3. Fingers. Der Daumen ist opponierbar.

*Chiromys* sogar noch der vierte und fünfte Krallen, so daß sie bei ihnen noch an allen, mit Ausnahme des Daumens, vorhanden sind.

Unter den Affen haben nur noch die danach auch „Krallenaffen“ benannten *Hapalidae* an allen Zehen Krallen. Aber auch bei ihnen hat der Daumen schon einen Nagel. Diese Tiere können aber den Daumen nicht opponieren und klettern nach Art der Eichhörnchen.

Auffallend ist die Syndaktylie, d. h. die Umhüllung der Finger mit einer gemeinsamen Haut, die wir bei vielen Baumbewohnern treffen, die wir aber auch bei dem Wassertier *Potamogale* finden. Bei den *Indris* umfaßt sie die erste Phalange der zweiten bis fünften Zehe, ebenso am Fuß von *Callithrix* und *Cercocebus*, sonst nur die zweite und dritte Zehe. Und zwar sind sie bei *Hylobates syndactylus* (s. Fig. 481) bis zum letzten Glied, bei den Beuteltieren, wo Syndaktylie nur den *Dasyuriden* und den *Didelphyiden* fehlt, bis zum Nagel verbunden (s. Fig. 482).



Aus dieser Syndaktylie sowie daraus, daß der Fuß bei den meisten Beuteltieren ein Greiffuß ist oder sich davon ableiten läßt, hat man den Schluß ziehen wollen, daß die rezenten Beutler von Baumbewohnern abstammen.

Tatsächlich ist ja auch bei den Känguruhs, deren Hinterextremität so stark umgestaltet ist, die vordere als Greifhand ausgebildet. Solchen Greif-



Fig. 483. Hand des Springhasen (*Pedetes caffer*) mit falschem Daumen. (Nach Haacke.)  
Man achte auf die Sinushaare in der rechten Figur.

händen begegnen wir vielfach besonders auch bei Insektivoren und Nagern. Und es ist interessant, zu sehen, wie in Fällen, wo der Daumen schon rückgebildet ist, sich in der Gegend der Handwurzel als Antagonist der vier Finger eine Schwiele gebildet hat, bei Eichhörnchen, Bilchen und Spring-



Fig. 484.



Fig. 485.



Fig. 486.

Fig. 484 bis 486. Vorderansicht derjenigen Knochen, welche das Ellbogengelenk bilden.  
Fig. 484 Mensch. Fig. 485 Hund. Fig. 486 Edelhirsch. (Nach Flower.)  
h Humerus; r Radius; u Ulna.

mäusen. Beim Springhasen kann sie sogar einen Nagel tragen und so zum „falschen Daumen“ werden (s. Fig. 483). Gestützt wird sie von einem hier zweigliedrig gewordenen Knochen, der dem Os falciforme des Maulwurfs entspricht.

Hand in Hand mit der Opponierbarkeit des Daumens geht eine Veränderung im Unterarm. Als ursprüngliche Lagerung beider Unterarm-

knochen können wir wohl mit T o r n i e r die der Monotremen auffassen, wo der Radius vor der Ulna liegt, beide auf einer Gelenkrolle des Humerus artikulieren und distal auseinanderweichen können. Nun legt sich bei Tieren mit Greifhänden die Ulna medial neben den Radius und bildet mit dem Humerus eine zweite Gelenkfacette, die allmählich über die erste überwiegt und schließlich allein bestehen bleibt (Affen) (s. Fig. 484—486). Die Ulna liegt nun einwärts neben dem Radius und beide gleiten nebeneinander auf eigener Gelenkfläche des Oberarms (Beuteltiere, Insektivora, primitive Rodentia). Infolge dieser Verschiebung überkreuzen sich beide Knochen, wenn die Hand in Ruhestellung ist (Pronation). Durch Drehbewegung des Radius um seine Längsachse kann er neben die Ulna, parallel zur Achse des

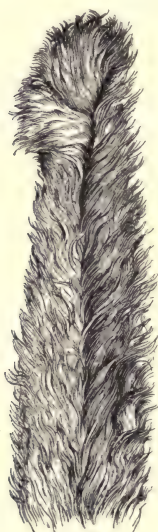


Fig. 487. Greiffläche am Schwanz von *Cercoleptes caudivolvulus*. (Nach Haacke.)



Fig. 488. Greifschwanz des Klammeraffen *Ateles geoffroyi*. (Nach Haacke.)

Gliedes, gebracht werden (Supination). Der Zweck dieser Einrichtung ist, eine größere Beweglichkeit der Hand zu erzielen, die in extremen Fällen, wie bei Anthropomorphen und den Menschen, vollständig um ihre eigene Achse, d. h. um  $180^\circ$  gedreht werden kann.

Auch der Oberarm selbst erhält in diesen Fällen durch kugelige Gestaltung seines oberen Gelenkkopfes eine außerordentliche Exkursionsmöglichkeit, während der Brustgürtel durch ein meist kräftig entwickeltes Schlüsselbein fest mit dem Körper verbunden ist.

Da wir bei den baumbewohnenden Säugern und Reptilien schon vielerlei Ähnlichkeiten gefunden haben, werden wir nun fragen, ob sich nicht bei diesen wie bei jenen noch ein Wickelschwanz ausgebildet hat. Tatsächlich finden wir einen solchen auch bei Säugetieren. Und es ist merkwürdig, daß



zwei Gebiete besonders reich an Mammalien mit Wickelschwänzen sind, nämlich Südamerika und Australien, einschließlich der Inseln bis Celebes. Im ersteren finden wir sie bei den Didelphyiden, beim Zwergameisenfresser, den Erethizontidae, Potos und bei folgenden Affen: Ateles, Mycetes, Lagothrix, Brachyteles, Cebus. In Australien erwarben die Phalangeriden zum Teil einen Greifschwanz, besonders Phalanger selbst, ferner Chiruromys, ein zu den Murini gehöriges Nagetier. Interessant ist, daß Bettongia, ein Beuteltier, das zu den Känguruhs überleitet und auf dem Boden, selbst



Fig. 489. Fallschirmartige Hautfalten an Körper, Arm und Hand des Satansaffen *Pithecia satanas*. (Nach Haacke.)

in Höhlen lebt, noch Spuren eines Greifschwanzes aufweist. Es soll ihn zum Zusammentragen seines Nestmaterials benutzen. So scheint auch für die Macropodiden der Ursprung von Baumbtieren wahrscheinlich. Die von ihnen abzuleitenden Baumkänguruhs haben aber nicht wieder einen Greifschwanz bekommen, nach dem Gesetz der Nichtumkehrbarkeit phylogenetischer Entwicklung.

Außerhalb Australiens und Südamerikas finden wir Tiere mit Greifschwänzen in Nordamerika. Aber das hier in Betracht kommende Tier, *Didelphys marsupialis*, ist wohl ein jüngerer Einwanderer aus Südamerika.

Wichtiger ist, daß *Arctictis binturong* und die afrikanisch-asiatischen

Maniden, mit Ausnahme von *M. temmincki* und *gigantea*, einen Greifschwanz besitzen und daß auch unsere einheimische *Mus minutus* einen solchen hat.

Gewöhnlich ist dieser Greifschwanz nur fähig, dem Körper eine Stütze zu geben, wie bei *Potos* oder *Cebus*, wo er noch ringsherum mit Haaren bekleidet ist (Fig. 487). Bei den Maniden und *Chiruromys* hat er schon einen nackten, mit feinem Tastgefühl begabten „Tastfleck“. Bei den übrigen Mycetini ist er mit einer größeren nackten Taststelle versehen, und dieser „vollkommene“ Greifschwanz kann dann bei *Ateles* (Fig. 488) nicht nur allein den ganzen Körper tragen, sondern diese Tiere können auch damit ihre Nahrung ergreifen, ihn also wirklich als „fünfte“ Hand benutzen.

Diese hohe Ausbildung erreicht der Schwanz natürlich nur selten, gewöhnlich bildet er eine einfache, sehr lange Balancierstange, wie bei den Lemuren. Noch besser dazu befähigt wird er, wenn er buschig oder zweizeilig behaart ist. Dient er dabei noch als Stütze bei vorwiegender Haltung auf den Hinterbeinen, so ist er es nur an der Spitze, wie bei *Tarsius* (vgl. Fig. 471), wodurch er dem der Dipodiden ähnlich wird. Ist er aber bis zur Wurzel zweizeilig lang behaart, wie bei unserem Eichhörnchen, so mag er wie eine Art Fallschirm wirken und die Sprünge dieser Tiere außerordentlich verlängern helfen.

## 5. Fallschirmbildungen und Flugeinrichtungen.

Mit dem Eichhörnchen haben wir schon den Übergang von kletternden Tieren zu solchen mit Fallschirmeinrichtung und schließlich zu fliegenden Säugern erreicht. Schon bei Amphibien und Reptilien sahen wir, wie aus kletternden Tieren fliegende hervorgingen.

Bei den Säugetieren können wir gut die Entwicklung der Fallschirmeinrichtungen bis zu immer komplizierteren Verhältnissen verfolgen. Das einfachste sind wohl zweizeilig behaarte Schwänze, wie sie Eichhörnchen, Haselmäuse, *Tupaja* besitzen und die mit ihrer Hilfe noch im Sprunge die Richtung ändern können. Bei den Eichhörnchen ist experimentell nachgewiesen, daß sie mit abgeschnittenem Schwanz nicht mehr halb so weit springen können. Die langen Haare an den Seiten verstärken bei ihnen noch die Wirkung. Bei den Colobusaffen, jenen Bewohnern des afrikanischen Urwaldes, die von Ast zu Ast, von Baum zu Baum hüpfen, ohne jemals, wenn es sich vermeiden läßt, zu Boden zu kommen, sind die weißen Seitenhaare außerordentlich lange, seidenartige Gebilde geworden. Auch bei *Propithecus* sind die Haare an den Körperseiten, aber auch an den Seiten der Arme sehr verlängert, wenn auch nicht so lang wie bei Colobus, sie sitzen aber dafür auf schwachen Hautfalten, wie wir solche auch bei *Indris*, einigen Eichhörnchen und *Ateles* (s. Fig. 489) finden. Bei ihnen trägt auch die Vorderseite des Armes schon eine schwache Hautfalte, solche finden sich bei ihnen



auch an den Körperseiten und zwischen den Fingern. Hier sind schon die später zu besprechenden Fallschirmbildungen voll angedeutet.

So können wir uns nach diesen Betrachtungen sehr gut denken, wie die Fallschirmbildungen allmählich entstanden sind. Auch sie sind nicht etwa etwas prinzipiell Neues, sondern es wurde, wie wir dies schon öfter beobachteten, eine schon vorhandene Einrichtung ausgenützt. Viele Tiere haben



Fig. 490. *Galeopithecus volans* mit Jungem.

an den Körperseiten am Übergang zum Bauch längere Haare und auch schwache Hautfalten, namentlich dort, wo der Schenkel ansetzt. Indem nun die Baumbtiere mit ausgebreiteten Armen und Füßen von Ast zu Ast sprangen und mit den Vorderfüßen den neuen Ast ergriffen, eine Haltung, welche alle die erwähnten Tiere beim Sprung einnehmen, wurden durch den mechanischen Reiz des Luftdruckes oder auch durch die natürliche Auslese die zum Sprunge am besten ausgerüsteten Individuen ausgelesen und die dazu nützlichen Organe vergrößert.

Sie erreichten dann schon bei den Eichhörnchen ganz gewaltige Ausdehnung, indem sie bei den Pteromyinae etwa von der Schulter bis zum After reichen und die freien Extremitäten, mit Ausschluß von Hand und Fuß, mit einhüllen. Ähnlich ausgebildet ist die Flughaut bei den Beuteltieren, wo sie sich dreimal unabhängig bei Phalangerinen entwickelte, wie O. Thomas zeigte. Petauroides hat sich nach ihm aus Pseudochirus, Petaurus aus Gymnobelideus und Acrobat es aus Distchoerus durch Entwicklung eine Flughaut ausgebildet.

Bei Anomalurus und Idiurus, primitiven, Eichhörnchen nahestehenden Tieren, dehnt sich die Flughaut noch über die Hinterextremität aus und faßt die Schwanzwurzel ein. Sie wird vorn durch einen besonderen, vom Olekranon ausgehenden Knorpelstab gestützt. Noch stärkere Entwicklung erlangt sie bei Galeopithecus (Fig. 490), wo sie am Hals unter den Ohren beginnt, an den Extremitäten sogar die Finger und Zehen bis zur Krallen einschließt und schließlich noch den Schwanz bis zur Wurzel umhüllt. Dieser ist an seiner Spitze nach der Bauchseite zu gekrümmt, wodurch die luftfangende Wirkung der Flughaut noch erhöht wird. Finger und Zehen sind etwas verlängert und sehr weit spreizbar. Galeopithecus, den man früher mit den Halbaffen vereinigte, wird jetzt meist als eigene Ordnung angesehen, die aber, wie die Untersuchungen von Peters, Leche, Winge ergaben, in die Nähe der Insektivoren gehört.

Aus Insektivoren sind auch die Fledermäuse hervorgegangen. Diese sind nun die einzigen Säugetiere, die wirklich fliegen können; denn die sogenannte „Flughaut“ der bisher besprochenen Säugetiere ermöglicht diesen nur, beim Springen den Fallwinkel größer zu gestalten und so weitere Sprünge auszuführen. Zu einer anderen Bewegung, z. B. von unten nach oben zu fliegen, sind sie nicht imstande.

Dies können aber die Fledermäuse, welche die Fähigkeit haben, sich wie ein Vogel in der Luft zu bewegen. Bei ihnen ist die Flughaut anders entwickelt als bei den bisher genannten Tieren. Es liegt nämlich ein sehr großer Teil davon zwischen den stark verlängerten Fingern (s. Fig. 491). Und das scheint das Haupterfordernis für alle freifliegenden Tiere zu sein, daß das Flugorgan ganz oder zum größten Teil von den Vorderextremitäten getragen wird. Dies ist der Fall bei den Vögeln und war es auch bei den Flugsauriern.

Mit Winge suchen wir den Ursprung der Fledermäuse bei kletternden Insektivoren, die anfänglich eine als Fallschirm wirkende Flughaut erwarben, welche sie dann in weiterer Ausbildung zum Fliegen befähigte. Damit wurde aber eine weitgehende Umgestaltung des Körpers nötig, die vielfach an die bei Vögeln und Flugsauriern beschriebenen Erscheinungen anklingen. Ebenso wie dort zielt alles darauf, dem Körper eine außerordentliche Festigkeit zu verleihen.



Am Kopf kommt es zu einer frühzeitigen Verwachsung aller Schädelknochen. Die beim Fliegen nützliche Haltung des Schädels, bei der seine Längsachse zu der des Körpers senkrecht steht, wurde durch Rückwärtskrümmung der Halswirbelsäule im dorsalwärts offenen Bogen hergestellt. Die Wirbelsäule dagegen ist gerade umgekehrt gekrümmt, um den Thoraxraum möglichst umfangreich zu gestalten, wobei noch mithilft, daß Brustbein und Wirbelsäule nach hinten stark divergieren. Das Brustbein selbst bekam einen Kamm zum Ansatz der mächtigen Pektoralmuskeln. Um für diese einen möglichst stabilen Ansatz zu gewinnen, kam es zu Verschmelzungen sowohl der Rippen untereinander, als auch dieser mit dem Brustbein und den Rückenwirbeln. Den allmählichen Fortschritt in dieser Aus-

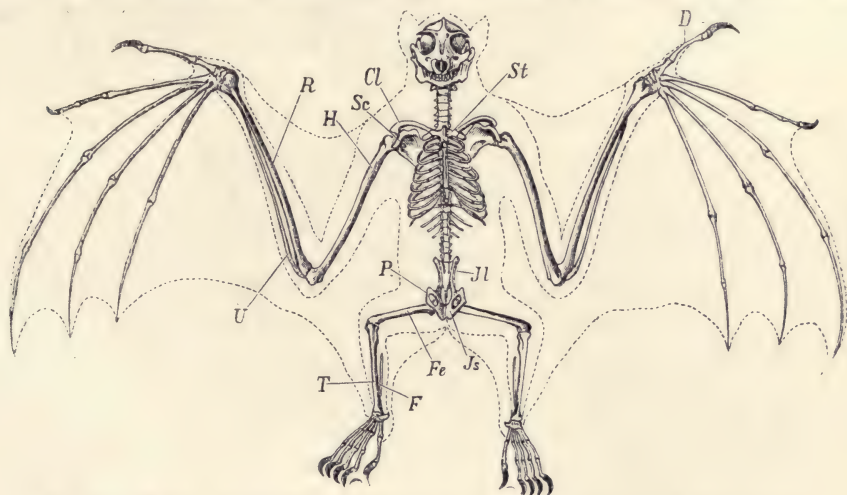


Fig. 491. Skelett von *Pteropus*. (Nach Owen verändert aus Claus-Grobben.)  
*St.* Sternum; *Cl.* Clavicula; *Sc.* Scapula; *H.* Humerus; *R.* Radius; *U.* Ulna; *D.* Daumen;  
*Jl.* Os ilium; *P.* Os pubis.

gestaltung bei den einzelnen Familien hat Gerrit S. Miller verfolgt. Bei *Pteropinae* ist als einzige Veränderung ein sehr starker Muskelkamm auf dem Brustbein vorhanden und es kommt noch zu keinen Verschmelzungen. In einfacheren Fällen, wie bei den *Molossidae*, *Mystacopodidae*, *Natalidae* und den zu den *Vespertilionidae* gehörigen *Tomopeatinae*, verschmelzen nur der letzte Halswirbel und der erste Brustwirbel, und die erste Rippe nimmt an Stärke zu. Bei den *Thyropteridae* bleibt der letzte Halswirbel frei, aber die beiden ersten Rückenwirbel verschmelzen. Bei den *Megadonidae* kommt es neben der Verschmelzung vom letzten Hals- und ersten Brustwirbel zu einer Verwachsung zwischen Brustbein und erster Rippe.

Bei den *Rhinolophidae* verschmilzt die erste Rippe außerdem noch mit ihrem Wirbel, so daß ein fester einheitlicher Ring gebildet wird, mit dem sich die zweite Rippe zum Teil wenigstens noch verbindet. Diese auf Befestigung zielenden Verwachsungen erreichen ihre höchste Ausbildung

bei den Hipposideridae, indem sich die ganze zweite Rippe einschließlich ihres Wirbels an der Verwachsung beteiligt, so daß wir hier einen soliden Knochenring haben, der gebildet wird aus dem siebten Hals-, den zwei vordersten Brustwirbeln, den zwei ersten Rippen und dem Brustbein.

Auch am Becken kann es zur Verschmelzung einer größeren Zahl von Wirbeln zum Sakrum kommen.

Die Befestigung des Schultergürtels ist natürlich eine sehr innige und geschieht durch die kräftige Clavicula. Auch das Schulterblatt ist gut ausgebildet. Der Vorderarm zeigt zwar, wie bei Flugsauriern und Vögeln, die Tendenz zur Verlängerung, eine weitergehende Ähnlichkeit besteht aber kaum. Schon der Oberarm wurde gedehnt, noch mehr aber der Unterarm, dessen Ulna, deren Mittelstück schwand, allerdings rudimentär wurde und sich mit dem Radius verband. Dieser übertrifft den Oberarm an Länge.

Auch die Finger erfuhren eine starke Dehnung, die aber nicht wie bei den Seesäufern auf Bildung überzähliger Knochen beruhte, sondern auf Streckung ihrer Elemente, und zwar hauptsächlich der Metacarpalia und zweiten Phalangen, während die Nagelphalanx, da ein Nagel als überflüssig schwand, rückgebildet wurde. Nur an dem zweiten Finger der Megachiropteren blieben beide erhalten und am Daumen sämtlicher Fledermäuse. Dieser Daumen ist der einzige Finger, der nicht mit in die Flughaut aufgenommen wurde. Er dient den Tieren zum Klettern, ist nicht verlängert und trägt eine scharfe Krallen. Nur bei Thyroptera und Myxopoda liegt er fast ganz in der Flughaut und ist durch eine große Saugscheibe ausgezeichnet (Fig. 492 u. 493).

Die Flughaut hüllt stets auch noch die Beine ein, dagegen ist ihre Entwicklung zwischen den Hinterbeinen verschieden. Vom vollständigen Fehlen bis zu einer Entwicklung, die über die Schwanzspitze noch hinausragt, sind alle Übergänge zu beobachten.

Ihre Beziehungen zum Beine waren die Ursache, daß auch die Hinterextremität einige Änderungen erlitt. Zunächst wurde das Acetabulum nach oben verschoben, so daß es dorsalwärts schaut. Dabei wurde das Bein um seine Längsachse gedreht, wodurch auch das Knie dorsal zu liegen kam. Vom Fuße wurden die fünf bekrallten Zehen nicht mit in die Flughaut einbezogen, sie blieben also unverändert. Dagegen wurden Astragalus und Calcaneus etwas gestreckt und von letzterem aus nach rückwärts ein in vielen Fällen knöcherner Sporn zum Spannen der Flughaut entwickelt.

Bei Thyroptera und Myxopoda bildet auch die Fußsohle eine Saugscheibe aus (Fig. 492 u. 493). Bekanntlich dient ja der Fuß mit seinen scharf bekrallten Zehen den Fledermäusen zum Aufhängen während der Ruhestellung, wobei sie den Kopf nach abwärts in die Flughaut eingehüllt zu verharren pflegen.

Bei dieser Lebensweise, wo der Erdboden unter natürlichen Verhält-



nissen überhaupt nicht mehr berührt wird, wurden Einrichtungen nötig, damit die Jungen bei der Geburt nicht zu Boden fallen. Manche Fledermäuse erwerben Schwanztaschen, wie *Cheiromeles* und die Glattnasen. Letztere benützen die Schwanztasche, d. h. eine von der Flughaut gebildete und vom Schwanz gestützte Tasche, auch als Aufbewahrungsort für gefangene Beutetiere. Die Blattnasen, die keine Schwanztaschen besitzen, haben in der Nähe der Schenkeln zwei kurze zitzenartige Anhänger von

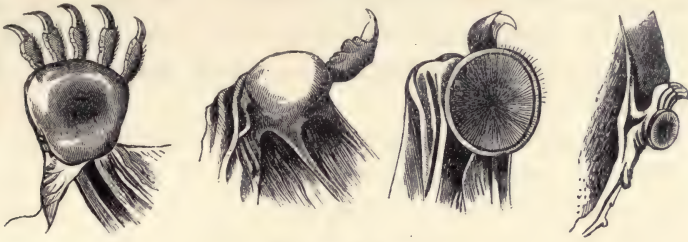


Fig. 492 und 493.

Fig. 492. Unvollkommene Saugscheiben an Fuß und Hand von *Tylonycteris pachypus*.

Fig. 493. Ausgebildete Saugnäpfe an Fuß und Hand von *Thyroptera tricolor*.

(Nach Dobson aus Haacke.)

drüsiger Beschaffenheit, an die sich die Jungen noch während der Geburt ansaugen, um nicht zu Boden zu fallen.

Um bei der hängenden Ruhestellung sich während der Kotentleerung nicht zu beschmutzen, bringen sich die Fledermäuse in wagerechte Haltung, indem sie mit einem Fuß loslassen, sich in Schwingungen versetzen und sich, wenn diese die genügende Höhe erreicht haben, mit der Daumenkralle irgendwo einhaken.

## 6. Wasserleben.

Bei dem Übergang vom Land- zum Wasserleben macht der Säugetierkörper eine Reihe von Erwerbungen durch als Anpassung an das neue Element, die denen der Reptilien ganz ähnlich sind. Und so sind denn auch die Endglieder der Reihe, die Walfische, den Ichthyosauriern so ähnlich geworden, daß man sogar an eine Verwandtschaft gedacht hat. Eine eingehendere Kenntnis hat jedoch gezeigt, daß diese Ähnlichkeit nur eine äußerliche ist, während der innere Bau weitgehende Unterschiede zeigt. Es handelt sich also um tiefergreifende Konvergenzerscheinungen.

Ferner bringt auch hier wieder, wie bei Reptilien, das Wasserleben und das unterirdische Leben eine Anzahl Ähnlichkeiten hervor. Beide Male kommt es darauf an, bei den Bewegungen im Element, das den ganzen Körper umhüllt, diesem möglichst wenig Widerstand zu bieten. Deshalb schwinden zunächst alle Vorsprünge des Körpers. Das äußere Ohr, schon bei amphibiotischen Tieren, wie dem Nilpferd, sehr klein, schwindet ganz bei den eigentlichen Wassersäufern. Nur bei den danach benannten Ohrenrobben, die,

wie wir sehen werden, überhaupt am wenigsten von den Seehunden umgewandelt sind, bleibt ein äußeres Ohr noch erhalten (Fig. 502 u. 503). Zu dem Schwinden der Körpervorsprünge gehört auch das Unterbleiben des Descensus testiculorum bei den Walfischen. Daß es sich hierbei um eine Rückbildung handelt, lehren die embryologischen Befunde. Auch der Zitzen müssen wir hierbei gedenken, die bei den Walfischen jederseits in einer Zitzentasche liegen, zur Zeit der Laktation aber hervorragen. Durch Erweiterung des Ausführungsganges wird ein Hohlraum erzielt, in welchem sich die Milch ansammeln kann. Durch einen Hautmuskel nun kann sie herausgedrückt und dem Jungen, das ja unter dem Wasser nicht saugen kann, direkt in den Mund gespritzt werden.

Bei den Seehunden ist eine derartige Anpassung nicht nötig, da diese ihre Jungen am Lande säugen, wozu manche von ihnen wochenlang das Wasser verlassen, das Weibchen vom Seelöwen z. B. 7—8 Wochen. Während dieser Zeit nehmen sie keine Nahrung zu sich, sondern zehren nur von ihrem Fett (vgl. Eisbär S. 572), so daß sie außerordentlich abmagern, während das Junge schnell zunimmt, beim Seeelefanten etwa 1 m in acht Tagen.

Weiter wird der Körper, um die Reibung auf das geringste Maß herabzusetzen, wie bei Grabtieren walzenförmig (Nilpferd) und erst, wenn die Hintergliedmaßen rudimentär werden, fischförmig. Dabei schwindet, wie beim Maulwurf, ein äußerer Hals, dessen Beweglichkeit sehr eingeschränkt wird und schließlich bei den Walfischen durch Verkürzung der Wirbel, und deren Verwachsung im extremsten Fall zu einem einzigen Stück, ganz aufgehoben wird.

Eine weitere Analogie bildet das Haarkleid. Alle längeren überstehenden Haare kommen in Wegfall. Der Pelz ist bei Tieren, die noch ans Land kommen, also amphibiotisch leben, wie beim unterirdischen Maulwurf überall gleichmäßig kurz, samtartig, dicht anliegend, wie dies ja vom Biber, Fischotter, Seehund bekannt ist.

In diesen Fällen ist er durch Absonderung der Hautdrüsen stark eingefettet, so daß er, wie bei den Wasservögeln, niemals naß wird. Beim Untertauchen entstehen dadurch zwischen den Haaren kleine Lufträume, die als weiterer guter Wärmeschutz dienen, da ja Luft ein schlechter Wärmeleiter ist.

Bei Tieren, die das Wasser nicht mehr verlassen, wie Wale und Sirenen, ist auch das Haarkleid ganz rückgebildet. Allerdings hat auch das amphibische Nilpferd sein Haarkleid fast vollständig eingebüßt. Bei fast allen diesen Tieren wird aber, wenigstens im Fötalleben, noch ein Haarkleid angelegt. Das lanugoartige Haarkleid des Nilpferds ist von M. Weber beschrieben. Nach Kükenthals Untersuchung läßt sich die Rückbildung des Haarkleides heute noch schrittweise verfolgen. Die im Süßwasser lebenden Sirenen zeigen im Embryonalleben noch über den ganzen



Körper Spuren einer Behaarung, die besonders auf den Gliedmaßen und dem Schwanz ziemlich dicht ist.

Von den Walen zeigen die Bartenwale selbst im erwachsenen Zustande noch vereinzelte steife Borsten am Kopf, deren Anzahl bei den Furchenwalen, nach J a p h a s Untersuchungen, sogar relativ groß ist. Bei Embryonen finden sich noch Reste des Haarkleides an der ganzen vorderen Körperhälfte, während die Zahnwale, die im erwachsenen Zustande (mit Ausnahme von Inia) keine Haare mehr zeigen, im embryonalen Leben noch einige Spürhaare an der Oberlippe besitzen. Beim Weißwal und Narwal sind auch diese geschwunden, so daß sie niemals mehr irgendwelche Spuren von Haaren zeigen.

Bemerkenswert ist, wie J a p h a hervorhebt, daß alle noch vorhandenen Haare bei den Walen Sinushaare sind, denen Talgdrüsen und Muskulatur fehlen, die aber durch großen Nervenreichtum ausgezeichnet sind.

Der Nachweis eines starken Embryonalhaarkleides ist ein wichtiger Beweis dafür, daß auch diese Wassersäuger von behaarten Tieren abstammen und nicht von haarlosen Reptilien. Mit dem Schwunde des Haarkleides schwanden auch die Hautdrüsen (nur Konjunktival- und Milchdrüsen blieben erhalten), und die glatte Muskulatur und die Hautnerven wurden mehr oder weniger vollständig reduziert, während sonst diese Organe bei haararmen Säugern erhalten blieben.

War so das Haarkleid verloren gegangen, so mußte für den fehlenden Wärmeschutz ein Ersatz geschaffen werden. Dazu lagerte sich in großen Massen Fett, ein schlechter Wärmeleiter, im Unterhautgewebe, selbst im Corium ab, wodurch es zum Panniculus adiposus wird. Diese Fettschicht, welche den Tran liefert, hat noch den Wert, das spezifische Gewicht des Tieres zu vermindern, und mit seiner Elastizität den Körper auch wohl bei Druckschwankungen, wie sie das schnelle Tauchen in große Tiefen mit sich bringt, zu schützen. Sie ist schon bei den Seehunden entwickelt, da bei ihnen infolge ihres längeren Wasseraufenthaltes der Pelz keinen genügenden Wärmeschutz bieten würde, erreicht aber ihr Maximum bei den fast unbehaarten Walen.

Wir wollen die Haut der Wale nicht verlassen, ohne die Tuberkeln zu erwähnen. Diese Horngelbte waren schon längere Zeit von der Rückenflosse einiger Phocaenaarten, besonders Phocaena spinipennis, bekannt. Da fand K ü k e n t h a l bei einem in indischen Flüssen lebenden Wal, Neophocaena phocaenoides, eine große Anzahl regelmäßig aneinanderliegender Platten, deren jede einen Tuberkel trug, am Rücken, an den Flossen und um das Spritzloch herum (s. Fig. 494 B<sub>1</sub>). K ü k e n t h a l will darin die letzten Reste eines Hautpanzers sehen und glaubt, daß „nur eine Schlußfolgerung aus Gesagtem möglich ist, daß nämlich die Vorfahren der Zahnwale hautpanzertragende Landtiere gewesen sind . . . Die Zahnwale haben sich zu einer Zeit von land-

bewohnenden Vorfahren abgezweigt, als diese noch einen Hautpanzer trugen, wie ihn z. B. ein Teil der Edentaten vielleicht als altes Erbstück noch jetzt besitzt“. Und dies scheinen auch die geologischen Funde zu bestätigen, zumal wenn wir mit M. Weber und v. Stromer die fossilen Urwale (Archaeoceti) dem Stammbaum der Zahnwale wieder nähern, von denen Panzer z. B. bei dem miozänen *Delphinopsis freyeri* und dem eozänen *Zeuglodon* bekannt geworden sind.

Daß aber beim Wasserleben ein Hautpanzer rückgebildet wird, sahen wir schon bei den Reptilien (vgl. S. 331/332). Und in interessanter Analogie zu dem ja gleichfalls nackten *Ichthyosaurus* erhielten sich Reste des Panzers am Vorderrande der Finne (Fig. 494 B<sub>1</sub>). Daß sie beide Male gerade hier er-

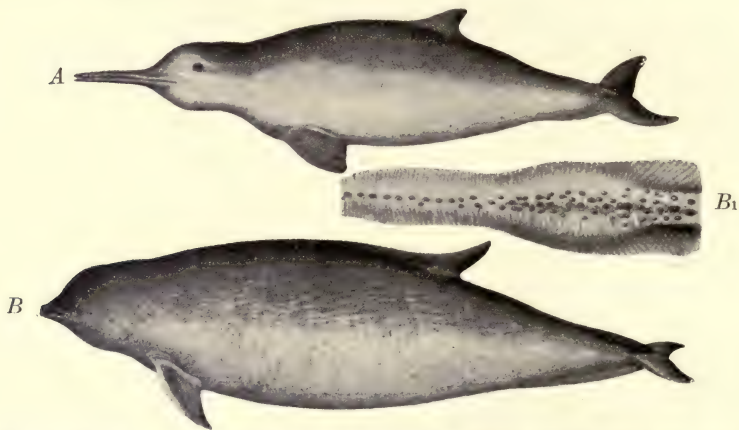


Fig. 494 A *Pontoporia* (Flußdelphin). Fig. 494 B *Phocaena*, deren Rückenfinnen von oben gesehen (Fig. 494 B<sub>1</sub>) mit Knochentuberkeln. (Nach Burmeister aus Abel.)

halten blieben, hat seine Ursache in der Notwendigkeit, beim schnellen Durchschneiden des Wassers dieses Gleichgewichtsorgan, das denselben Wert wie der Kiel der Schiffe hat, steif zu halten.

Ähnlich wie die *Ichthyosaurier* haben nämlich gewisse Walfische eine Rückenflosse erworben. Bei Formen mit großen Köpfen und Küstenbewohnern ist sie klein oder fehlt ganz. Bei dem schnell schwimmenden pelagischen Schwertfisch ist sie gewaltig entwickelt und hat diesem Tier seinen Namen gegeben. Anatomisch ist sie eine Hautfalte, die nicht von Skeletteilen gestützt wird, ebenso wie die beiden Flügel der Schwanzflosse. Diese ist eine horizontale Ausbreitung der Schwanzhaut und findet sich in ähnlicher Ausbildung auch bei den Sirenen. Dadurch wird der Schwanz zum Propulsationsorgan, der allein die Vorwärtsbewegung übernimmt.

Wie bei den Reptilien haben wir nämlich auch bei den wasserbewohnenden Säugern zu unterscheiden zwischen einer Bewegung nach Art des Auslegerbootes und einer solchen nach Art des Schraubendampfers. Im ersteren Fall



übernehmen die Füße allein die Fortbewegung, wodurch sie zu Rudern werden, im zweiten werden wenigstens die hinteren rudimentär.

Die geringste Umgestaltung der Extremitäten zeigen natürlich diejenigen Tiere, die mehr oder weniger lange das Wasser verlassen, bei denen die Beine also noch zeitweilig eine Stützfunktion ausüben müssen. Diesen Tieren ist aber schon eine starke Verkürzung der Extremitäten gemeinsam, was wieder an unterirdische Säuger erinnert.

Schon beim Nilpferd, wo die Beine noch relativ wenig verändert sind, fällt ihre Kürze im Vergleich zu dem langen Leib auf. Beim Zwergflußpferd, das weniger aquatil ist, wie sein großer Vetter, sind die Beine noch länger. Die Verwendung der Füße zum Schwimmen, deren gespreizte Zehen eine umfangreiche Sohlenfläche darstellen, war wohl die Ursache, daß die Nilpferde allein von allen Artiodaktylen noch alle fünf Zehen bewahrt haben.



Fig. 495. Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens* Pallas). (Nach Blasius.)

Weitergehende Veränderungen am Fuße zeigt schon unsere Wasserspitzmaus (s. Fig. 495). An der Seite der Sohle des Hinterfußes und der Zehen hat sie lange Haare, die im Wasser kammartig ausgebreitet werden, wodurch die Hinterfüße wirksame Ruder werden. Am Lande liegen die Haare an, so daß sie das Tier in seinen Bewegungen nicht hindern, selber aber vor Abnutzung geschützt sind. Eine Reihe ähnlicher langer Haare auf der Unterseite des Schwanzes macht diesen zu einem Steuer. Auch bei *Arvicola amphibius* werden die Füße durch steife Haare am Fußrande und an der Ferse zu Rudern.

Solche Schwimmborsten finden sich auch noch bei *Limnogale*, *Fiber* und *Myogale moschata*, bei ihnen sind aber schon Schwimmhäute ausgebildet.

Bei vielen Tieren, z. B. bei unseren Hunden und Mardern, sind nämlich die Zehen am Grunde durch ganz kleine Häute verbunden. Diese Häute nehmen bei Wasserbewohnern zu. Beim Nörz sind sie schon etwas stärker als bei seinen Gattungsverwandten. Bei dem Fischotter (s. Fig. 496—497) verbinden sie schon die Zehen vollständig miteinander und sind zu gut entwickelten Schwimmhäuten geworden.

Interessant ist, daß in der Entwicklung der Schwimmhäute ebenso wie bei der Reduktion der Zehen die Hinterfüße vorangehen. Die Mehrzahl dieser amphibischen Säuger hat überhaupt nur an den Hinterfüßen Schwimmhäute, wie *Chironectes*, das einzige ins Wasser gegangene Beuteltier, *Castor*, *Fiber*, *Nectomys*, *Hydromys*, *Myocastor*. Wo sie aber auch an den Vorderfüßen auftreten, wie bei *Myogale*, *Lutra* (s. Fig. 496—497), *Hydrochoerus*, übertreffen die hinteren stets die vorderen an Größe (vgl. Krokodile). Bei

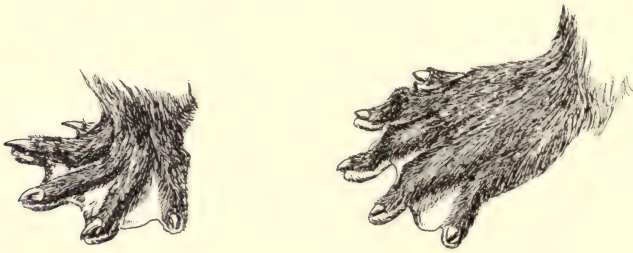


Fig. 496.

Fig. 497.

Fig. 496 u. 497. Vorder- (Fig. 496) und Hinterfuß (Fig. 497) von *Lutra lutra* L. (Orig.)

dem Seeotter (Fig. 498—499) ist dies Mißverhältnis zwischen Hinter- und Vorderfüßen besonders auffallend. Und selbst beim Nörz, wo die Schwimmhäute unvollkommen sind, sind die hinteren besser entwickelt. Nur *Ornithorhynchus* hat an den vorderen Extremitäten die entwickelteren Schwimmhäute. Bei ihm besitzen sie noch die Eigentümlichkeit, daß



Fig. 498.

Fig. 499.

Fig. 498 u. 499. Vorder- (Fig. 498) und Hinterfuß (Fig. 499) von *Enhydra lutris* L. (Orig.)

sie beim Graben der Höhlen zurückgeschlagen werden können, während sie beim Schwimmen etwas über die Zehen hinausragen.

Die Schwimmbewegung hat bei zahlreichen Tieren auf die vierte Zehe verlängernd gewirkt, z. B. bei *Ichthyomys*, *Myogale*, *Nectogale*, *Crossopus*, wie wir Ähnliches sonst gerade bei Baumtieren, wie den Prosimiern, finden. Diese Analogie ist um so bemerkenswerter, als eine andere Eigentümlichkeit in der Fußbildung arborikoler Säuger, die Syndaktylie, gleichfalls bei dem Wasserbewohner *Potamogale* wiederkehrt.

Alle die genannten Tiere bewegen sich im Wasser nach Art des Ausleger-



bootes. Als Steuer dient ihnen ihr langer Schwanz. Nur bei *Hydrochoerus* und *Cynogale bennetti* ist er verkümmert, sonst zeigt er meist eine Anpassungserscheinung, indem er abgeplattet und horizontal gestellt ist, wie dies ja von der „Kelle“ des Bibers her am bekanntesten ist. Nur bei *Fiber* und allen ins Wasser gegangenen Insektivoren, wie *Myogale*, *Limnogale* und *Potamogale*, ist er vertikal gestellt. Auf diesen Gegensatz verdient um so mehr hingewiesen zu werden, als ja auch der Schwanz der Wasserspitzmaus ein vertikal gestelltes Ruder bildet, trotzdem es auf andere Art zustande kommt.

Die weitere Entwicklung der Extremitäten zu Flossen müssen wir bei den Seehunden verfolgen, welche aber stammesgeschichtlich nichts mit den eben erwähnten Tieren zu tun haben. Schon der rudimentäre Schwanz entfernt sie davon. Vielleicht sind sie von Bären abzuleiten. Biologisch ist für diese Verwandtschaft auch die Eigentümlichkeit hervorzuheben, daß die Weibchen beider während der Säugeperiode nicht fressen (vgl. S. 628 u. S. 572).

Die Verkürzung der beiden oberen Segmente der Extremitäten macht bei den Robben (s. Fig. 507) weitere Fortschritte. Sie ragen kaum über die Haut hervor. Dafür sind sie verbreitert und bieten so der mächtigen Muskulatur eine gute Ansatzfläche. Hand und Fuß sind lang, letzterer besonders durch Verlängerung der beiden äußeren Zehen, die hier — ein seltener Fall — die mittleren an Länge übertreffen (s. Fig. 500). Eine weitere Verlängerung wird aber dadurch erreicht, daß die Schwimmhaut, welche alle Zehen verbindet, über die Zehenspitzen hinaus verlängert wird (s. Fig. 501) und diese Verlängerung bei *Otaria* noch durch Knorpel gestützt werden kann. Dementsprechend werden auch die Nägel überflüssig, und es macht sich von den Phociden, wo sie namentlich an der Hand noch gut krallenförmig, am Fuß aber schon schwächer entwickelt sind, über *Trichechus*, wo sie postembryonal zurückgehen, bis zu den *Otariiden*, wo sie an der Hand fast geschwunden, am Fuße nur noch an den drei mittleren Zehen als flache gerade Horngebilde erhalten sind, eine allmähliche Rückbildung bemerkbar. Eine Tendenz zur Rückbildung der Nägel zeigt sich schon bei einem Otter, *Lutra cinerea*, aus Hinterindien, der deshalb auch *Aonyx* genannt wurde. Die Hand steht, wie beim Maulwurf, schräg seitwärts vom Körper und schaut beim Schwimmen mit der Palmarfläche nach hinten.

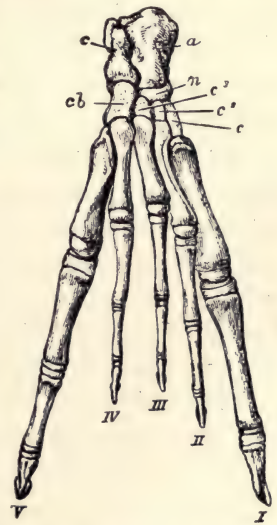


Fig. 500. Rechter Hinterfuß des Seeelefanten (*Macrorhinus leoninus* von der Rückenseite. (Nach Flower.) Buchstaben-erklärung s. Fig. 475.

Die Hinterextremitäten haben weitere Lageveränderungen erfahren, indem sie längs des kurzen Schwanzes nach hinten und um ihre Längsachse gedreht sind. Sie sind nur hinter dem Körper gegeneinander beweglich und werden so an Stelle des Schwanzes zu einem Propulsionsorgan, das durch Gegeneinanderschlagen den Körper vorwärts treibt. Wie bei den Schwimmvögeln wird dabei infolge der starken Spreizfähigkeit der Zehen beim

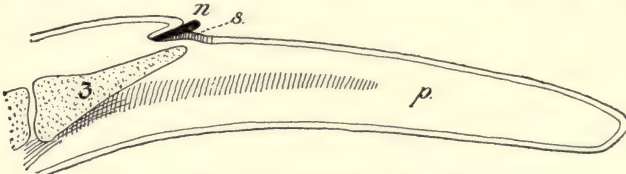


Fig. 501. Fingerende von *Otaria* im Längsschnitt. (Nach Leboucq aus Weber.)  
 „ Nagel; s Sohlenhorn; p Verlängerung des Fingers, der Fingerbeere vergleichbar; 3 Nagelphalanx.

Zusammenschlagen die Oberfläche des Fußes vergrößert, beim Rückschlag verkleinert.

Bei den Otariiden (s. Fig. 502) und Trichechiden können sie noch nach vorne gebracht werden und so den Körper auf dem Lande tragen helfen, bei den Phociden ist diese Fähigkeit verloren gegangen.

Überhaupt können wir bei den drei Familien der Pinnipedier eine stufenweise vollkommeneren Anpassung an das Wasserleben beobachten, die jedoch keine geradlinige ist, so daß darauf etwa eine Abstammung der einen von der anderen begründet werden könnte.

Die Otariiden (s. Fig. 502) haben noch einen abgesetzten, relativ langen und beweglichen Hals, zeigen noch kleine äußere Ohrmuscheln und können

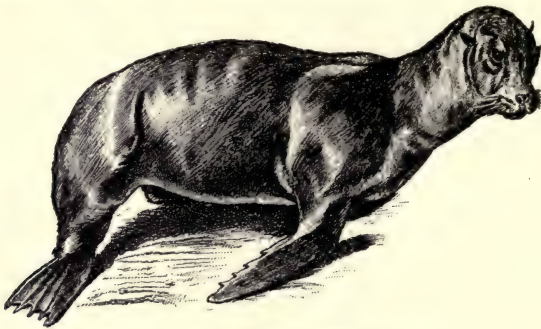


Fig. 502. Ohrenrobbe. (Nach Haacke.)

die Hinterbeine noch nach vorne unter den Leib bringen, sind aber in bezug auf Flossenbildung weiter vorgeschritten als die beiden anderen Familien. Die Trichechiden haben schon kein äußeres Ohr mehr, der Hals ist verkürzt und im Alter wird das Haarkleid spärlich. Aber Hand und Fuß ist kleiner als bei den Otariiden und der Oberarm länger, so daß sie sich darin als primitiver ausweisen.



Bei den Phocidae (s. Fig. 503) ist der Hals sehr stark verkürzt und schließlich auch die Möglichkeit geschwunden, die Hinterfüße nach vorn unter den Leib zu bringen. Sie bewegen sich auf dem Lande dementsprechend etwa wie die Spannerraupe, indem sie den Rücken krümmen, dadurch den hinteren Teil des Leibes der Brust nähern und sich durch schnelle Streckung des Rumpfes nach vorn schleudern. Den im übrigen

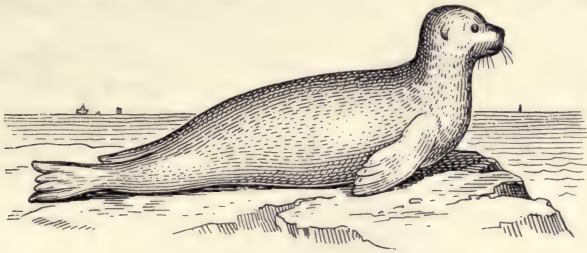


Fig. 503. *Phoca hispida* Schreber. (Nach Pettigrew.)

primitiven Zustand der Flossen zeigen die krallenartig gut entwickelten Nägel.

Noch weiter ist die Anpassung bei den Sirenen und Walfischen gegangen. Diese Tiere haben eine außerordentliche Ähnlichkeit im Körperbau miteinander. Bei beiden ist der Körper spindelförmig geworden; ein Hals fehlt, die Hinterbeine sind rückgebildet. Damit ging eine Reduktion des Beckens Hand in Hand, die sich in der Stammesgeschichte der Sirenen

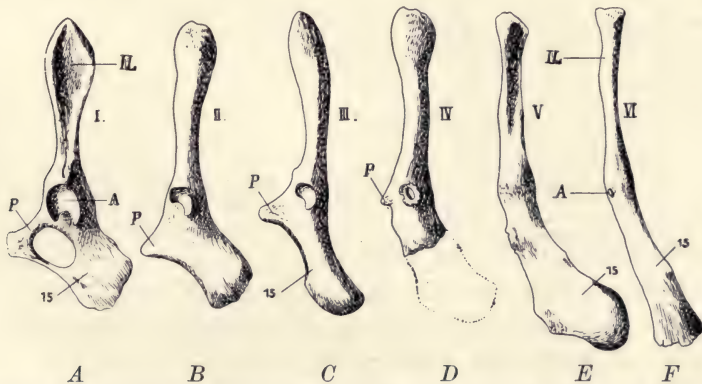


Fig. 504 zeigt die schrittweise Verkümmern des linken Hüftbeins der Seekühe. (Nach Abel.) Fig. A. Eotherium (unteres Miozän). Fig. B. Eosiren (oberes Miozän). Fig. C. Halitherium (Oligozän). Fig. D. Metaxytherium (Miozän). Fig. E. Dugong von Australien. Fig. F. Dugong des Roten Meeres.

IL Darmbein; P Schambein; IS Sitzbein; A Gelenkpfanne für den Oberschenkelknochen.

an Hand der vorliegenden Funde verfolgen läßt (Fig. 504). An Stelle der hinteren Extremität ist durch seitliche Exkreszenz der Schwanzhaut eine horizontale Schwanzflosse ausgebildet, die vorderen Extremitäten sind zu Flossen geworden, das Haarkleid ist reduziert und an seiner Stelle eine mächtige Specksicht ausgebildet. Auch innere Organe weisen eine große

Ähnlichkeit auf. Aber diese bedeutet keine Stammesverwandtschaft, sondern es handelt sich nur um weitgehende Konvergenz als Anpassungserscheinungen an dasselbe Element.

Denn die Sirenen stehen zweifellos den Huftieren und unter ihnen speziell den Proboscidea nahe, was schon äußerlich die brustständigen Zitzen und die für einen Wassersäuger seltene herbivore Diät andeuten. Noch weitere Übereinstimmungen ergibt die Anatomie, und die neuesten paläontologischen

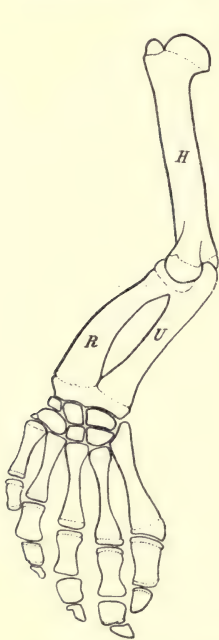


Fig. 505.

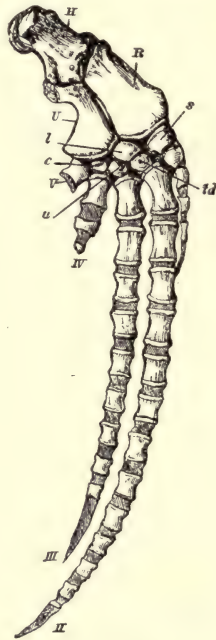


Fig. 506.

Fig. 505 u. 506. Vorderextremität eines Manatus (Fig. 505) und eines Globiocephalus melas (Fig. 506). H Humerus; R Radius; U Ulna; c Ulnare; s Radiale; l Intermedium; td Trapezoid; II—V Finger 2—5. (Nach Osburn und Flower.)

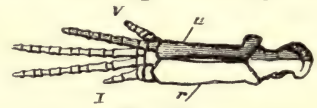


Fig. 507.

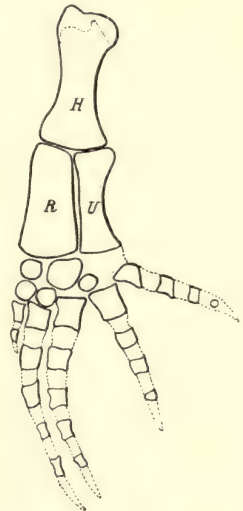


Fig. 508.

Fig. 507 u. 508. Hinterextremität eines Seehundes (Fig. 507) und eines Delphinapterus leucas (Fig. 508). (Nach Flower und Osburn.)

Befunde lassen schrittweise die Herausbildung erkennen. Auch die Reduktion der Hintergliedmaßen und die phylogenetische Verkümmern des Beckens ist stufenweise zu verfolgen (Fig. 504).

Die Dokumente für die Wale sind trotz der zahlreichen neueren paläontologischen Entdeckungen, die eine lückenlose Ahnenreihe vom miozänen Squaledon (vielleicht sogar vom eozänen Microzeuglodon) bis zum rezenten Pottwal aufzustellen erlaubten, noch nicht ausreichend, um sie mit Sicherheit an Landtiere anzuknüpfen. Stellt man sie aber mit den Archaeoceti zusammen, was neuerdings wieder v. St r o m e r befürwortet, so kann ihre Abstammung von Landraubtieren keinem Zweifel unterliegen. Darauf weist auch ihre Fleischnahrung hin. Diese wie die bauchständigen Zitzen trennen sie also weit von den Sirenen.



Bei diesen ist auch die Anpassung noch nicht so weit gegangen wie bei jenen. Ober- und Unterarm (s. Fig. 505) sind bei den Sirenen, obwohl verkürzt, noch relativ lang und gegeneinander beweglich. Die Hand, obwohl zur Flosse umgestaltet, ist noch nicht verlängert, wenn auch gelegentlich eine überzählige Phalanx auftritt, und zeigt bei einigen sogar noch Nagelrudimente.

Ganz anders die Walfische. Hier sind Ober- und Unterarm sehr verkürzt (s. Fig. 506). Ihre Elemente sind zu kurzen, breiten Platten geworden, die ebenso wie die großen Schulterblätter und das breite plattenförmige Brustbein Ansatzflächen für eine gewaltige Muskulatur geben. Oberarm, Unterarm und Hand sind unbeweglich miteinander verbunden, so daß das Ganze vom Schultergelenk an ein festes einheitliches Ruder bildet, wie wir dies schon bei den wasserbewohnenden Reptilien kennen lernten.



Fig. 509. Absplattung von Accessoria. (Nach Kükenthal aus O. Hertwig.)  
 A Vom Rand des 5. Fingers bei *Beluga leucas*; *ab* von verschiedenen alten Embryonen;  
*c* von erwachsenem Tier.

Und zwar ist, wie bei jenen, die Hand entweder eine kurze breite „Paddel“ (s. Fig. 508) geworden, oder ein langer schmaler „Riemen“ (s. Fig. 506). Im ersten Falle tritt aber nicht, wie bei gewissen Meersauriern, eine Überzahl der Finger ein, obwohl ein Anfang dazu schon gemacht ist. Wenigstens beobachteten Kükenthal und Leboeucq eine Absplattung von Accessoria (s. Fig. 509) am Rand des fünften Fingers in der Hand des Weißwals. Im zweiten Fall sind die äußeren Finger verkümmert, aber der zweite und dritte mächtig verlängert, so daß er den ganzen Arm um mehr als die doppelte Länge übertrifft. Dementsprechend wurde auch die Handwurzel durch Reduktion ihrer Teile oder Verschmelzung verändert.

Diese Verlängerung der Finger wird in ähnlicher Weise wie bei manchen Reptilien durch Vermehrung der Phalangen, Hyperphalangie, erreicht. Durch Knorpelmasse zwischen den einzelnen Phalangen erhält die Flosse die nötige Biegsamkeit. Die Vermehrung der Phalangen kommt, nach Kükenthal, dadurch zustande, daß die Phalangen und ihre beiden Gelenkenden (Epiphysen) nicht verwachsen, sondern bei der Verknöcherung

getrennt bleiben, so daß jedesmal statt eines Knochenstückes deren drei entstehen, wodurch die Höchstzahl als zwölf gegeben ist. Es käme also zur Ausbildung „doppelter Epiphysen“, während gewöhnlich nur proximale gebildet werden.

Die Möglichkeit dazu ist nach K ü k e n t h a l s Meinung darin gegeben,

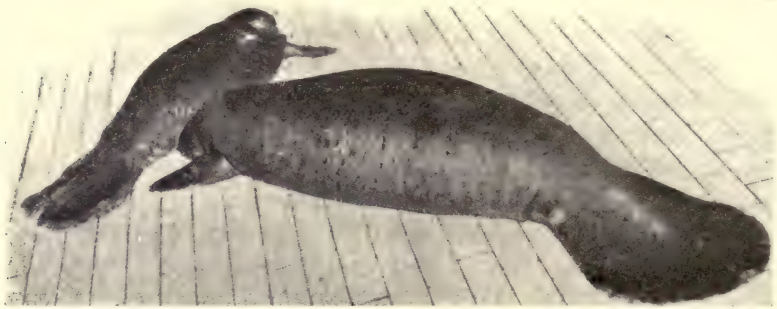


Fig. 510. *Manatus latirostris* nach Gudernatsch.

daß bei den Wassersäufern, um biegsamere Elemente herzustellen, eine Verlangsamung des Verknöcherungsprozesses eintritt. Diese Verlangsamung konnte schon bei amphibiotisch lebenden Säugern, wie *Hydromys*, *Hydrochoerus*, *Ornithorhynchus*, Otter und Biber nachgewiesen werden. Bei den



Fig. 511.

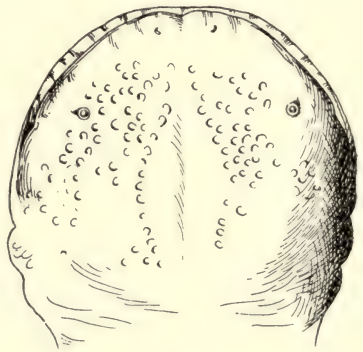


Fig. 512.

Fig. 511 u. 512 sollen die Ähnlichkeit der Kopfform der Wassertiere zeigen. Die Umrisse sind mehr oder weniger kreisförmig, die Augen sind nach oben gerückt, der Kopf ist flach gedrückt.  
Fig. 511 *Lutra lutra*. Fig. 512 *Cryptobranchus japonicus*. (Orig.)

ersten beiden fand K ü k e n t h a l die Andeutung davon und bei vielen Pinnipediern schon klar ausgebildete doppelte Epiphysen.

Diese späte Verknöcherung hat auch in anderen Teilen des Walskelettes statt, so bei den Epiphysen der Wirbelkörper, wie überhaupt die meisten Knochen an den Verbindungsstellen knorplig bleiben. Dadurch wird die



Verbindung der einzelnen Skeletteile eine sehr lose. Da nun auch die Rippen, bei den Zahnwalen allerdings nur die hinteren, ihre feste Verbindung mit den Wirbeln aufgegeben haben und sich bei den Bartenwalen nur die erste Rippe noch allein mit dem Brustbein verbindet, so ist das Skelett einmal



Fig. 513.



Fig. 514.



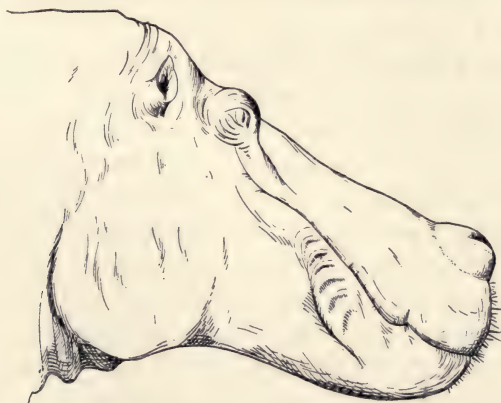
Fig. 515.



Fig. 516.

Fig. 513 *Canis latrans*. Fig. 514 *Mustela foina*. Fig. 515 *Lutra vulgaris*. Fig. 516 *Phoca foetida*. (Orig.) Die Schädel zeigen den Unterschied zwischen Land- und Wasserraubtieren. Man achte besonders auf *Mustela* und *Lutra*, die nahe verwandt sind. Bei *Phoca* ist die Zwischenwand zwischen den Augen am schmalsten und die *Processus supraorbitales* sind völlig geschwunden.

fähig, dem schnell wechselnden Wasserdruck sofort nachzugeben, dann ist es aber auch sehr ausdehnungsfähig, was wohl bei dem Einholen einer größeren Luftmasse als Sauerstoffreservoir beim Tauchen wichtig ist. Hierzu kommt der spongiöse Bau aller Knochen und ihr großer Fettreichtum, wo-

Fig. 517. Kopf von *Hippopotamus amphibius* L. (Orig.)

durch ihr spezifisches Gewicht sehr erleichtert wird, so daß auch das Skelett in allen Teilen dem Wasserleben angepaßt ist.

An diesen Veränderungen nimmt natürlich auch der Schädel teil. Bei den meisten Wassersäufern wie auch bei anderen Wassertieren (s. Fig. 515 u. 516) ist der Hirnteil in vertikaler Richtung abgeflacht, so daß er sehr niedrig und breit erscheint. Schon bei dem Otter läßt sich dies beobachten; noch

mehr ist es natürlich bei den Seehunden ausgeprägt. Vorne zwischen den Augen ist er sehr verschmälert, weil bei ihnen diese Organe nach oben auf dem Schädel zusammenrücken. Dies wird besonders dadurch ermöglicht, daß jede Überdachung der Augenhöhlen besonders die Processus supraorbitales fehlen. Es ist also der Blick nur nach oben frei. Dies macht aber bei der leichten Beweglichkeit des ganzen Körpers im Wasser nicht viel aus. Und so sehen wir Seehunde ebensogut auf dem Rücken wie auf dem Bauch unter Wasser schwimmen. Wie sich solche Schädel von dem der gewöhnlichen Landraubtiere ableiten lassen, zeigt Fig. 513—516. Auch hier sehen wir, daß an schon vorhandene Eigentümlichkeiten angeknüpft und nichts prinzipiell Neues geschaffen wird, mag sich das Ende auch noch so weit vom Anfang entfernen.

Beim Flußpferd (Fig. 517), das besonders an der Oberfläche des Wassers lebt, erheben sich die Augen und auch die Nasenöffnungen über den Kopf, wie dies bei Wasserreptilien und Amphibien mit ähnlicher Lebensweise häufig der Fall ist (vgl. S. 323).

Beim Zwergflußpferd von *Liberia* (*Choeropsis liberiensis*) ist diese Umbildung noch nicht eingetreten. Die Augen stehen wie bei anderen Säugetieren seitlich am Kopf und die Nasenlöcher vorn an der Schnauze, ohne sich über den Kopf zu erheben. Auch öffnen sich die letzteren nach vorn nicht wie beim gewöhnlichen Flußpferd nach oben. Freilich hat auch das Zwergflußpferd eine weniger aqualite Lebensweise als seine großen Verwandten, worauf auch der Körperbau mit den relativ langen, an einen Tapir erinnernden Beinen hindeutet.

Ferner rückte die Nasenöffnung wie beim Nilpferd so auch bei anderen Wassersäugetern (vgl. auch Wasserreptilien S. 323) nach aufwärts. Schon bei den Seehunden bemerken wir dies. Daher sind bei ihnen auch die Nasenbeine schon etwas verkürzt. Noch mehr ist dies der Fall bei den Walfischen. Bei ihnen sind die Nasenbeine, die sonst als lange blattähnliche Knochen die Nase von oben her decken, zu kleinen Knötchen reduziert, die hinter der Nase in einer Vertiefung der Stirnbeine liegen. So können sich die Nasenöffnungen direkt nach oben, ja sogar etwas nach rückwärts richten. Sie kommen dadurch auf die höchste Stelle des Kopfes zu liegen, auf den Teil, welcher zuerst beim Emportauschen über der Wasserfläche erscheint.

Diese Rückwärtsverlagerung der Nase ist wohl auch die Ursache geworden von der Verkürzung des Hirnschädels, welche ihrerseits wieder eine eigentümliche Umlagerung der Schädelknochen hervorrief. Das mit dem Interparietale verschmolzene Supraoccipitale dehnt sich nämlich über den Schädel aus und stößt direkt an die Stirnbeine, so daß die Parietalia, die in der Mitte nicht mehr zusammentreffen, und auch die Frontalia zum Teil ganz zu den Seiten des Schädels herabgerückt sind.

Wie bei den Krokodilen machte sich auch bei den Walen das Bedürfnis



geltend, die inneren Luftwege vor Eindringen von Wasser zu schützen. Zu diesem Zweck wurde der harte Gaumen mit Hilfe der Pterygoidea, die in der Mitte zusammenstoßen, nach hinten verlängert. Gleichzeitig aber wurde der Kehlkopf durch Verlängerung des Arytänoidknorpels röhrenförmig ausgezogen, so daß er sich nicht wie bei den übrigen Wirbeltieren in die Mundhöhle, sondern in die Nasenkanäle öffnet. Diese können durch besondere Muskulatur, die im weichen Gaumen liegt, vollständig vom Pharynx abgeschlossen werden. In der Ausbildung aller dieser Teile zeigen sich die Odontoceti fortgeschrittener als die Mysticoceti.

Die Nasengänge vereinigen sich bei den Odontoceti kurz vor ihrer Mündung nach außen zu einem gemeinsamen äußeren Nasenraum, der sich im „Spritzloch“ nach außen öffnet. Durch eine Reihe komplizierter Einrichtungen, wie klappenartige Falten, die automatisch durch den Wasserdruck wirken, ist ein sicherer Verschuß der Nase gewährleistet. In ähnlicher Weise sind auch die Nasenlöcher bei anderen Wassertieren, wie Seehunden, Ottern, Biber, Potamogale durch die Elastizität der Wände geschlossen und werden durch besondere Muskeln geöffnet. Bei *Myogale moschata* sind sie durch eine Warze verschließbar.

Obwohl das Spritzloch, wie wir sehen, schon auf der höchsten Stelle des Kopfes liegt, kann es beim Blauwal noch papillenartig vorgestülpt werden, so daß das Tier beim Atmen nur einen außerordentlich kleinen Teil des Körpers aus dem Wasser zu strecken braucht. Ähnlich liegen ja auch die Nasenöffnungen der Flußpferde und, wie wir sahen, vieler Reptilien auf besonderen Erhöhungen.

Um nun die verschlossene Nase zu öffnen, müssen die Walfische die Atemluft mit einer gewissen Kraft ausstoßen. Es mögen dadurch einzelne Wasserteilchen mitgerissen werden. Dies und die Kondensierung der Atemluft erzeugt im kalten Klima über den Nasenlöchern eine Dampfsäule, welche Anlaß gab zu der Fabel, daß verschlucktes Wasser auf diese Weise ausgestoßen würde. Aber die Einrichtungen des Kehlkopfes zeigen die Unmöglichkeit davon.

Da natürlich Tiere, die ständig unter Wasser leben, nichts riechen können, so ist der Geruchssinn auch rudimentär geworden. Das Riechepithel ist verschwunden, dementsprechend auch das Riechhirn zurückgebildet, was bis zum völligen Fehlen des Lobus und Nervus olfactorius bei Delphiniden führen kann. Übrigens weisen schon die Seehunde trotz der auffällig großen und geräumigen Nasenhöhlen Rückbildung aller mit dem Geruchssinn zusammenhängender Teile auf, die jedoch nicht so weit fortgeschritten sind wie bei den Walen.

Bei der Besprechung der Nase ist auch der Asymmetrie zu gedenken, wie sie sich in stärkerer Ausbildung bei den Zahnwalen, in schwächerer bei den Bartenwalen findet. Nach K ü k e n t h a l ist von der Asymmetrie

die Umgebung der Nasenlöcher am stärksten betroffen, so daß diese nach links verschoben sind. Dadurch ist bei einigen Arten auch das Spritzloch nach der linken Seite verschoben, welche Verschiebung bei einem von diesem Forscher untersuchten Exemplar von *Delphinus delphis* 1 cm betrug. Am Schädel prägt sich die Asymmetrie darin aus, daß die betreffenden Knochen der rechten Seite breiter und nach der linken Seite herübergedrängt sind. Auf dieser Seite sind die Knochen auch erheblich dicker als auf der rechten. Eine Asymmetrie der Augen konnte jedoch *Hentschel* beim Pottwal nicht feststellen. Innerlich ist dieser äußeren Asymmetrie entsprechend auch die Epiglottis ganz nach rechts verschoben, wie *Lillie* fand, so daß die Speise nur auf ihrer linken Seite vorbeipassieren kann (s. Fig. 518). Die Ursache für diese Erscheinung werden wir mit *Kükenthal* in dem asymmetrischen Bau der Schwanzflosse sehen. Nach ihm ist der linke Schwanzflügel größer als der rechte, und er ist mit seiner Spitze etwas aufwärts, der rechte dagegen etwas nach abwärts gedreht. Es folgt daraus, daß die Schwanzflosse den Körper des Tieres in etwas zu seiner Längsachse schrägen Richtung vorwärts treibt und die linke Kopfhälfte den größeren Wasserdruck auszuhalten hat, wodurch sich rein mechanisch die Asymmetrie und Dickenzunahme der Schädelknochen der linken Seite erklären. Dazu kommt, wenigstens beim Pottwal, nach *Hentschels* Angabe noch eine Asymmetrie der Brustflossen.

Übrigens sei erwähnt, daß eine ganz leichte Asymmetrie des Schädels bei den meisten Säugetieren vorkommt (*Leisewitz*) und daß *Ray Lankester* bei den Giraffen beobachtet haben will, daß rassenweise bald die eine, bald die andere Kopfhälfte überwiegt. Auch er bringt das mit mechanischen Ursachen in Zusammenhang.

Ebenso wie die Nase erleiden auch die anderen Sinnesorgane Umgestaltungen. Am Ohr hatten wir das Schwinden der äußeren Ohrmuscheln schon erwähnt. Die sonst zu ihrer Bewegung dienenden Muskeln werden nun benutzt, um die Öffnung des äußeren Gehörganges zu verschließen und diesen so vor eindringendem Wasser zu schützen. Wo bei Wassersäugetieren noch eine Ohrmuschel vorhanden ist, dienen dazu andere Einrichtungen.

Beim Biber wird zu diesem Zweck die sehr kurze Ohrmuschel einfach nach hinten zurückgeschlagen und fest angedrückt. Der Otter kann den Gehörgang durch eine besondere Hautfalte verschließen. Ähnlich wirken zwei Hautlappen im Inneren der Ohrmuschel der Wasserspitzmaus, welche zusammen mit der Ohrmuschel den Gehörgang vollständig schließen können, sobald diese sich umlegt.

Dem großen Druck in den Tiefen des Ozeans paßt sich die Bulla an durch bedeutende Dicke und Härte der Knochen. Schon bei den Phociden findet sich der Anfang dazu. Ihr Maximum aber erreicht diese Bildung



bei den Walfischen. Bei ihnen ist die Bulla nur lose mit dem Schädel verbunden und fällt leicht bei dem toten Tiere heraus. Dank ihrer Härte erhalten sich die herausgefallenen Bullae auch in großen Meerestiefen vorzüglich, wo sie in die Netze geraten und als „Cetholiten“ heraufgefischt werden.

Weitere Umgestaltungen hat Lillie bei Balaenoptera musculus gefunden (s. Fig. 519). Bei ihr erstreckt sich das Trommelfell etwa in der Form eines Handschuhfingers weit in den äußeren Gehörgang und trägt auf seiner Spitze einen langen Pfropf von Ohrenschmalz. Die andere offene Seite des Fingers ist durch ein Ligament mit dem Hammer verbunden, welcher fest mit dem Tympanicum verwachsen ist. Das nach innen vom



Fig. 518. Querschnitt durch den Pharynx von Physeter. (Nach Lillie.)  
a Epiglottis; b Nahrungskanal.

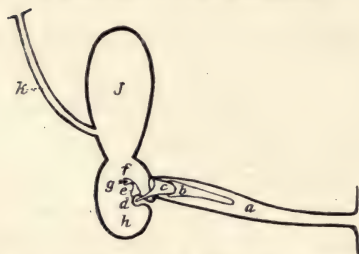


Fig. 519. Diagramm des Ohres von Balaenoptera. (Nach Lillie.)

a Äußerer Gehörgang; b Ohrwaxspopf; c Trommelfell durch ein Ligament mit dem Hammer verbunden; d Hammer mit Tympanicum verschmolzen; e Amboss; f Steigbügel; g Fenestra ovalis; h Trommelfhöhle; j Pterygoidgrube; k Tuba Eustachi.

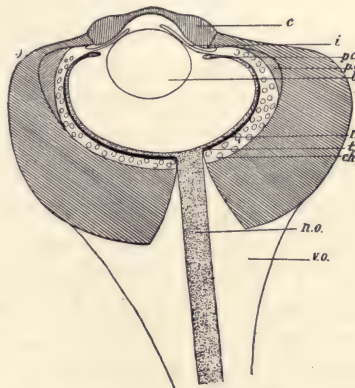


Fig. 520. Auge von Hyperoodon rostratus. Vertikalschnitt. (Nach Pütter.)

c Cornea; i Iris; p. c. Processus ciliaris; l Linse; r Retina; ch Chorioidea; n. o. Nervus opticus; v. o. Optikusscheide; p. l. Ligamentum pectinatum.

Trommelfell liegende Cavum tympani kommuniziert mit einem weiteren Hohlraum, der sich als das erweiterte Ende der Eustachischen Röhre darstellt. Da sich diese in den Nasen-Rachenraum öffnet, kann von dort aus das innere Ohr mit Luft gefüllt und durch besondere, der Eustachischen Röhre eingelagerte Muskeln abgeschlossen werden kann. Da nun, wie Lillie bemerkt, der äußere Hörgang stets mit Wasser gefüllt ist, so stellt das Gehörorgan der Walfische wohl einen Apparat zur Perception des Wasserdruckes vor. Das Trommelfell selbst kann natürlich bei seiner innigen Befestigung nicht vibrieren, also auch keine Töne vermitteln. Töne werden vielmehr durch die Knochen der Bulla übertragen. Diese geraten durch Schallwellen in Schwingungen, welche sie der Luft in der Paukenhöhle mitteilen. Dadurch werden die Gehörknöchelchen, welche

sich bei den Walen, noch mehr bei den Sirenen, durch Massivität auszeichnen, in Schwingung versetzt. Daß auch so das Gehörorgan gut funktioniert, hat D e x l e r für Sirenen festgestellt.

Einer Umgestaltung unterliegt auch das Auge bei den Wassersäufern. Bei den Seehunden und Walfischen zeigt die flache Cornea und die kugelförmige Linse Anpassung an das Sehen im Wasser. Da nun eine derartige Linse nicht durch Kontraktion noch stärker gewölbt werden kann, so ist eine andere Art der Akkommodation, als wie wir sie S. 552 kennen lernten, nötig.

Bei den genannten Tieren entwickelt sich, während der Ziliarmuskel rudimentär wird, ein sonst schwacher, meridional verlaufender Faserzug zu einem mächtigen Muskel, durch dessen Kontraktion die Linse nach vorn getrieben, also für die Nähe eingestellt wird (vgl. Amphibien). Für Seehunde ist dies direkt beobachtet (P ü t t e r), für Walfische wahrscheinlich. Bei den Ottern, die ja sowohl auf dem Lande als im Wasser gut sehen müssen, muß eine noch weitgehendere Akkommodationsfähigkeit vorhanden sein. Bei ihnen kommt es außer dem eben geschilderten meridionalen Muskel, dem Dilator, zu einer mächtigen Entwicklung der Irismuskulatur, welche die nach Heß zu einem Teil notwendige Gestaltsveränderungen der Linse mit herbeiführen hilft.

Wichtig war es ferner, einen ausreichenden Schutz dieses empfindlichen Organes bei Druckschwankungen zu gewinnen (s. Fig. 520). Zu diesem Zweck wurde ähnlich, wie beim Gehörorgan die Bulla, die Sklera sehr dick und so hart, daß sie selbst Beilieben widersteht. Demselben Zweck dient auch die Vermehrung der Muskelmasse, deren Umfang für die Bewegung allein nicht so groß zu sein brauchte und die in gewaltiger Entfaltung in die Augenlider eindringt, wodurch eine weitere Schutzhülle gebildet wird, eine Eigentümlichkeit, die Walen, Seehunden und Ottern gemein ist. Selbst der Nerv hat noch einen besonderen Schutz erfahren durch eine dicke Lage von Wundernetzen, die ihn wie ein elastischer Schlauch umgeben.

Da das Auge von Meersäufern fortwährend von Wasser umspült ist, so braucht es kein besonders reinigendes Sekret. Dementsprechend ist die Tränendrüse rückgebildet. Dadurch wird auch der Tränen-Nasengang, der ja zum Abführen des flüssigen Sekrets der Augendrüsen dient, überflüssig und kommt in Wegfall. Gut entwickelt ist dagegen die Hardersche Drüse, welche ein fettiges Sekret absondert. Dessen geringe Mischbarkeit mit Wasser bietet einen guten Schutz gegen die schädlichen Einwirkungen des Seewassers. Bei den Manati bildet es eine Gallertschicht vor dem Auge, die nach G u d e r n a t s c h einen so wirksamen Schutz gewährt, daß selbst bei starker Berührung kein Kornealreflex erfolgt. Wie vorzüglich das Auge bei diesen Tieren geschützt ist, geht aus D e x l e r s und F r e u n d s Untersuchungen der Augen an lebenden Halicore dugong hervor: „Dazu kam,



daß aus dem Konjunktivalsack ein glasklarer, sehr konsistenter Sekretstrom in solcher Menge emporquoll, daß die Augenöffnung stets mit einem dicken Pfropfen verlegt war. . . . Ein Freilegen des Bulbus durch Aufspannen der Lidspalte war nicht durchführbar, da sich die Lider bei der leisesten Berührung krampfhaft schlossen. Drückte man sie gewaltsam auseinander, so wurde der Blinzknorpel weit vorgeschoben und der Bulbus so retrahiert, daß er unter der Nictitans und den vorgedrückten präorbitalen Fettmassen verschwand.“

Dazu kommt einzig unter den Säugetieren bei den Walfischen eine Reihe von Drüsen unter der Konjunktiva, die Konjunktivaldrüsen.

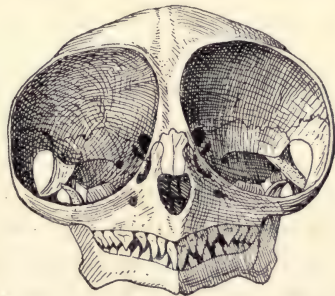


Fig. 521. Schädel von *Tarsius tarsius* Erxl. (Nach Burmeister aus Weber.)

Auch die inneren Organe sind stark umgeändert. Da diese Veränderung aber wohl mit der Ernährung zusammenhängt, soll sie dort besprochen werden.

Hier sei nur erwähnt, daß die beiden Lungen ungeteilt sind, sich weit nach hinten erstrecken und als hydrostatischer Apparat dienen. Da sie sehr elastisch sind, so können sie, zumal bei der losen Befestigung der Rippen, sehr stark ausgedehnt werden. Andererseits ist die Wandstärke aller Lufträume des respiratorischen Parenchyms (F. E. Sch ulze) auch für einen starken Druck eingerichtet, so daß in die Lungen sehr viel Luft aufgenommen werden kann.

Dies ermöglicht den Tieren, lange Atempausen zu machen. Bei gefangenen Manati beobachtete G u d e r n a t s c h Atemintervalle von fünf Minuten und mehr. Nach J. S t o u t h e r s Beobachtungen schöpft *Balaenoptera* etwa alle  $3\frac{1}{2}$  Minuten Atem, nach K ü k e n t h a l kommen *Delphinus delphis* und *Tursiops tursio* fast stets nach 3 Minuten jedesmal auf 30 Sekunden an die Oberfläche, um zu atmen. Doch können die Tiere auch erheblich länger unter Wasser bleiben. Nach L i l l i e s Mitteilung hält sich *Balaenoptera* täglich mehrere Stunden an der Oberfläche des Wassers auf, wo er etwa alle 10 Minuten Atem schöpft. Dann aber, wenn er seine Gewebe genügend mit Sauerstoff gesättigt hat, soll er 8—12 Stunden in der Tiefe bleiben. Diese lange Dauer ermögliche sich dadurch, daß den sehr blut-

gefäßreichen Kehlfurchen eine Art Hautatmung, wie äußeren Kiemen, zukäme.

Eine Unterstützung beim Tauchen bringen wohl auch die Wundernetze mit ihrer einzig dastehenden Entwicklung, nicht nur als Füllgewebe, das die Rolle des Fettes spielt, sondern sie werden bei der Gewebeatmung von Bedeutung sein, da diese ja auch beim Sistieren der Respiration fort dauert. So stellen sie wohl regulatorische Einrichtungen gegen Ersticken dar.

## 7. Nächtliche Lebensweise.

Die Veränderungen, welche nächtliche Lebensweise hervorrief, sind im allgemeinen nicht groß. Am wichtigsten ist die starke Vergrößerung der Augen der Nachttiere, welche dadurch befähigt wurden, mehr Lichtstrahlen aufzufangen. Das machte als Abblendungseinrichtung eine starke Kontraktionsfähigkeit der Pupillen nötig, die oft bis auf einen kleinen Punkt, wie bei der Katze, zusammengezogen werden können. Am auffälligsten ist diese Vergrößerung der Augen wohl bei Tarsius, wo sie ihrerseits wieder die Ursache zu wichtigen Umgestaltungen am Schädel dieses Halbaffen wurden (s. Fig. 521). Gleichzeitig rückten die Augen nach vorn zusammen, wodurch die Interorbitalbreite eingeengt wurde und das Geruchsorgan eine Rückbildung erfuhr. Diese Stellung der Augen nach vorn, mit mehr oder weniger starker Parallelrichtung der Sehachsen und Verkürzung der Kiefer, ist überhaupt ein Charakteristikum der Nachttiere.

An Stelle des Geruches entwickelt sich um so mehr das Gehör und das Gesicht. Häufig verfügen die Nachttiere über besonders große Ohren, wie Chiromys, die Lorisinae und Tarsius, die kleinen Wüstenfüchse, wie der Fennek, und die Fledermäuse (s. Fig. 522). Sind diese Ohren, wie bei Tarsius und den Fledermäusen, nackt, so mögen sie auch noch dem Gefühl besonders dienen. Diesem Zweck dienen wohl auch die Haarbüschel am Ohr des Luchses und einiger anderer nächtlich lebender Katzen.

Interessant ist überhaupt der Parallelismus in der Ausbildung der Ohren von Tarsius und den Fledermäusen. Beide Male hat die Muschel Querleisten, deren unterste sich zu einem freien Läppchen erhebt. Bei Tarsius wie bei vielen Fledermäusen hat der Tragus eine auffallende Größe und Selbständigkeit erreicht; offenbar ist er ein sensorisches Hilfsmittel, wozu bei Fledermäusen noch ein Antitragus kommen kann.

Nun hat sich bei den Fledermäusen, die infolge ihrer schnelleren Bewegung und infolge der geringen Ausbildung des Gesichtssinnes noch mehr auf Feinheit ihres Gefühls und Gehörs angewiesen sind, das Ohr noch viel mächtiger entwickelt. Aber nur bei den Microchiropteren hat es diese hohe Ausbildung erreicht, wie sie Fig. 522 darstellt.

Wie weit die eigentümlich oft sehr verwickelt gebauten Nasenaufsätze,



wie sie z. B. von unserer Hufeisennase (s. Fig. 522) bekannt sind, als Sinnesorgane in Betracht kommen, ist unklar. Leydig und Redtel haben in ihnen keinen besonderen Nervenreichtum nachweisen können.

Auch das zahlreiche Auftreten von Sinushaaren, die besonders auf der Flughaut häufig sind, unterstützen das Tastgefühl, mit dessen Ausbildung wohl die recht eigenartig und mannigfach gestalteten Fledermaushaare überhaupt in Verbindung zu bringen sind. Dieses Gefühl ist ja bekanntlich so fein, daß geblendete Fledermäuse in einem mit Fäden durchzogenen Zimmer nirgends anstoßen, wie schon Spallanzani's Versuche zeigten. Er ließ geblendete Fledermäuse in einem Raum mit zahlreichen gespannten Fäden fliegen. Und die Tiere berührten die Schnüre nicht.

### 8. Färbung.

Das Haar ist bei den Säugetieren auch der Träger der Färbung geworden, indem die Haut gewöhnlich pigmentfrei ist und dieses nur in den Haaren abgelagert wird. Neben ihnen spielen auch die Struktur der Oberfläche und der Luftgehalt der Zellen eine Rolle bei der Farbe der Haare.

Die Färbung der Säuger ist selten einfarbig, da die Haare meistens verschieden gefärbte Ringe haben, durch deren Zusammenwirken eine Farbmischung entsteht, oder sie weist deutliche Zeichnung auf. Bekannt ist ja die Eimer'sche Theorie, wonach die Längsstreifung die ursprüngliche sei. Und in der Tat weisen ja auch viele Tiere, namentlich Huftiere, wie Schwein, Tapir, Hirsch, in der Jugend eine Längsstreifung auf, während sie im späteren Alter gar nicht oder anders gezeichnet sind. Die Längsstreifen sollen sich dann weiter in Flecken aufgelöst haben und diese seien wieder zu Querstreifen zusammengefloßen oder auch zur Schabracke, wie sie sich bei manchen Tieren, Schabrackenschakal, Schabrackentapir usw., finde, oder schließlich sei die Zeichnung der Einfarbigkeit gewichen.

Da die Farben der Säugetiere oft der Umgebung sehr ähnlich sind und das Tier dadurch schwer sichtbar ist — bekannt ist ja aus unserer Fauna am besten der Hase, an dem oft ungeübte Spaziergänger in einer Entfernung von wenigen Schritten vorübergehen, ohne ihn zu sehen —, so hat man hierin eine Schutzeinrichtung sehen wollen, die besonders von der Natur herausgezüchtet sei. In vielen Fällen erscheint ein Vorteil, den die Zeichnung gewährt, auch recht einleuchtend. Wenn wir aber hören, daß auch recht auffallend gefärbte Tiere, wie Zebras und Tiger, nach den Berichten der Reisenden in der Freiheit doch nicht auffallen, so wird man den „Schutzfarben“ gegenüber recht bedenklich. Daran können auch alle Erklärungsversuche nichts ändern. So sollen z. B. beim Zebra, das sich am Tage gerne unter dem Schatten aufhalte, durch die senkrechten Streifen die Schatten

der Bäume nachgeahmt werden; dasselbe soll beim Tiger der Fall sein. Da müssen wir doch fragen, wozu hat sich die Natur erst Mühe gegeben, die Streifen als Nachahmung der Zweigsschatten zu züchten? Denn solange die Tiere im Gebüsch stehen, fallen ja die Schatten der Zweige doch auf das Fell, dort dunkle Streifen erzeugend. Was aber kann es für die Tiere für einen Wert haben, immer auch außerhalb der Schattenzone den Schatten auf dem Fell mit sich zu tragen? Ja noch mehr, eine Zeichnung wie die des Grevyzebras mit den vielen parallelen Strichen muß doch als Nachahmung des Schattens recht unnatürlich wirken. Und ich muß sagen, daß selbst auf dem betreffenden Bild von Schillings die Zebras sofort in die Augen springen, während doch gerade das Gegenteil gezeigt werden soll. Übrigens sind die Schillings'schen Behauptungen von Schutzfärbung oder „Mimikry“, wie er sagt, einer ebenso eingehenden wie treffenden Kritik

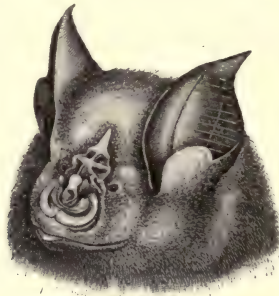


Fig. 522. Kopf der großen Hufeisennase (*Rhinolophus ferrum-equinum*). (Nach Blasius.)

durch Entz, besonders aber durch Chr. Schröder unterzogen. Nun leben aber die Zebras, wie uns alle Forscher, besonders auch Schillings in seinem schönen Reisewerke, mitteilen, nicht allein, sondern mit Gnus, Antilopen, Giraffen vergesellschaftet. Warum entbehren so viele andere, unter denselben Verhältnissen lebende Tiere dieses Schutzes oder haben auch gerade umgekehrt auf dunklem Grund helle Streifen? Und weiter: der Tiger lebt keineswegs nur im Dschungel Indiens, er lebt auch in den Eiswüsten und Steppen Sibiriens. Die Zeichnung ist aber hier wie dort die gleiche. Und dafür, daß sie ihm in den Schneefeldern Sibiriens nicht etwa das Leben erschwert, spricht der Umstand, daß die sibirischen Tiger zu den größten und stärksten ihrer Art zählen. Der Leopard, der mit dem nahverwandten Jaguar und Schneeleopard über einen großen Teil der Welt verbreitet ist, hat sowohl im Wald wie in der Steppe wie im Gebirge die gleiche Rosettenzeichnung, ohne daß sie ihm irgendwo merklich hinderlich wäre. Und der gelbe Löwe lebt keineswegs ausschließlich in der Wüste. „Ein eigentliches Steppentier ist er ja in Nordafrika nie gewesen,“ schreibt Kobelt, „und noch weniger hat er den Titel Wüstenkönig verdient. Die Waldberge des Hochlandes waren seine Heimat...“



Andererseits sind Tierarten, die unter genau gleichen Verhältnissen leben, recht verschieden gefärbt. Das fuchsigrote Steinböckchen und der dunkelbraune Ducker leben am gleichen Ort. „Wenn jedenfalls für das eine der beiden Tiere die Färbung Schutzfärbung ist, so ist sie es für das andere sicherlich nicht,“ sagt R o o s e v e l t.

Schließlich sei noch daran erinnert, daß die Farbe vieler Säugetiere durchaus nicht so konstant ist, wie manche Systematiker es uns glauben machen wollen. So variieren die Giraffen nach B e r g e r in derselben Gegend und Herde vom Hellgelb bis zum tiefsten Schokoladenbraun. Bekannt ist ja, daß die Eichhörnchen bei uns neben- und durcheinander in drei Farbenvarietäten vorkommen: rot, grau, schwarz; dazu gibt es noch Schecken und Albinos. Eine Variabilität, die A l t u m zu dem Satze veranlaßte: „Es ist mir außer den domestizierten Arten kein Säugetier von einer so großartigen Variabilität seiner Pelzfarbe bekannt.“ B l a s i u s hat bei *Arvicola amphibius*, die alle aus Braunschweig stammten, elf verschiedene Farbennuancen festgestellt. Liest man die Angaben älterer Forscher aus Amerika, so erfahren wir, daß dort die Wölfe eines Rudels von Weiß über Grau zu Schwarz alle Farbenabstufungen zeigten, was auch von *Pseudochirus occidentalis* Thos. angegeben wird (Gilbert nach Brehm). Und Wood sagt direkt vom *Canis occidentalis* Richardson: „The species varies so greatly in both size and color that no exact description of it can be given.“ Auch bei uns sind keine zwei Wölfe aus derselben Gegend gleich gefärbt, und Melanismus ist nicht selten. Für die Schakale sagt L ö n n b e r g, daß sie mehr variieren, als gewöhnlich angenommen wird. Noch stärker ist ja bekanntlich die Variabilität des Fuchses (T h i e n e m a n n, T o l d t u. a.), die sogar zur Aufstellung verschiedener Arten Veranlassung gegeben hatte. Auch bei den Bären hat G r e v é eine große individuelle Veränderlichkeit der Färbung festgestellt. Diese Variabilität hat ja auch öfters bei fremdländischen Tieren zur fälschlichen Aufstellung verschiedener Arten Anlaß gegeben. Ich erinnere nur an den schwarzen und den roten Nasenbären. Ebenso kommt, wie P o c o c k gezeigt hat, *Felis aurata* in zwei Formen, einer roten und grauen, nebeneinander vor. Dasselbe ist bei *Dasyurus viverrinus* der Fall, dessen eine Färbung unter dem Namen *Dasyurus maugei* Geoffr. als besondere Art beschrieben war, bis G o u l d zeigte, daß beide im selben Gebiet durcheinander leben und sogar nebeneinander in demselben Wurf gefunden werden (B r e h m). Und die beiden letzten Tiere hätten als Raubtiere doch gewiß eine Schutzfärbung nötig. Diese Beispiele ließen sich weiter vermehren, wenn man noch den allerdings bei Säugetieren nicht häufigen sexuellen Dimorphismus hinzuzieht, wie er bekannt geworden ist bei verschiedenen Lemuriden und Arten von *Pithecia* und *Mycetes*. Hierbei mag auch *Phalanger maculatus* erwähnt werden, dessen Männchen sich durch geflecktes Fell von dem einfarbigen Weibchen unterscheidet.

*Macropus rufus* hat seinen Namen von der roten<sup>1)</sup> Farbe des männlichen Tieres, während das Weibchen blaugrau ist.

Diesen erwähnten Fällen gegenüber kann ich die Variabilität bei *Lycaon pictus* gar nicht so groß finden. Denn wenn auch die Größe der Flecken bei den einzelnen Individuen sehr verschieden ist, so ist doch der Gesamttön der Farbe wenig variabel.

Dies alles beweist, daß man mit der Erklärung „Schutzfarbe“, mit der man so schnell bei der Hand ist, nicht vorsichtig genug sein kann. Und so ist es nicht wunderbar, wenn übereifrige Vertreter dieser Ansicht manchmal zu recht wunderbaren Erklärungen kommen. So ist die rote Farbe des Fuchses mit dem Rot der herbstlichen Blätter erklärt worden. Als ob der Fuchs zu anderen Zeiten keines Schutzes bedürfte! Und dann die mancherlei andersgefärbten Varietäten, Albinos und Melanos, leben doch auch und wie ihr Ernährungszustand zeigt, nicht schlechter als die normal gefärbten Tiere. Außerdem ziehen unsere Hirsche das rote Sommerkleid, wonach sie den Namen „Rotwild“ führen, gerade im Frühjahr an und tragen es den ganzen Sommer hindurch im grünen Wald. Mit der Erklärung einer als Schutzmittel erworbenen Farbe scheint es also recht schwach zu stehen. Dagegen möchte ich behaupten, **es gibt bei den höheren Wirbeltieren ursprünglich keine Farbe, die nicht schützt.** Die Farbe des Säugetierkleides ist eine stumpfe, eine solche, die infolge der vielen Unterbrechungen nicht leuchtet. Ist doch jedes Haar ein Körper für sich; leuchten kann aber nur eine gleichmäßig glatte Fläche. Deshalb verschwimmt auch jede Farbe des Säugetieres auf eine geringe Entfernung hin. *B e r g e r* unterschreibt ein Bild einer Zebraherde mit den Worten: „Die Streifen der Zebras verschwammen schon auf kurze Entfernung.“ Auch *R o o s e v e l t* sagt, nachdem er ausgeführt hat, daß das Zebra wohl nie durch seine Färbung geschützt werde, daß die Streifen schon auf dreihundert Meter verschwinden, und kommt öfters darauf zurück. Auch *L ö n n b e r g* betont dies und sagt, daß in einiger Entfernung die Zebras je nach dem Stand der Sonne einfarbig weiß oder schwarz erscheinen, und daß zwischen *Equus burchelli*, *granti* und *E. grevyi* dann kaum ein Unterschied bestände; auf jeden Fall seien sie immer leicht zu sehen. Dasselbe gilt von der Färbung der Giraffen, welche in der Entfernung von wenigen hundert Metern einfarbig erscheinen sollen. Von einem mimikryartigen Schutz, wovon *S c h i l l i n g s* spricht, kann gar keine Rede sein. Sie gehören vielmehr zu den auffallendsten Tieren, die nach den übereinstimmenden Zeugnissen *B e r g e r s*, *R o o s e v e l t s*, *L ö n n b e r g s* überall leicht zu sehen sind. Und die Jungen und Alten sind so verschieden gefärbt, daß nach *L ö n n b e r g* „*of either was protectively coloured the other could hardly be so*“. Dagegen sind selbst anscheinend so auffallend gefärbte

<sup>1)</sup> Dieser rote Farbton kommt von einem Sekret tubulöser Drüsen, welcher getrocknet das Haar einpudert.



Tiere wie Colobusaffen nach *Bergers* Erzählung im Walde kaum sichtbar. Und da das Tierauge vorwiegend gewöhnt ist, Bewegungen zu sehen — erst der Mensch kommt durch sein Denken dazu, auch ruhende Gegenstände besser zu erkennen, obwohl auch er solche, die sich bewegen, leichter auf größere Entfernung sieht —, ist jedes Säugetier nicht durch die Art, sondern durch die Struktur seiner Farbe von selbst geschützt. Das Vorkommen einer besonderen, durch Naturzüchtung erworbenen Schutzfärbung dürfte schwer erweislich sein.

Liegt es aber im Interesse eines Tieres, aufzufallen, etwa um die Aufmerksamkeit des anderen Geschlechts auf sich zu ziehen, so muß eine glatte Fläche, die allein leuchten kann, erst geschaffen werden. Und da sehen wir denn bei den Affen haarlose Stellen auftreten, die, wie z. B. im Gesicht des Mandrill, besonders lebhaft gefärbt sind, und die nun wegen ihrer ebenen Oberfläche wirklich eine weithin sichtbare Leuchtkraft haben.

Wenn ich also nun auch die Ansicht von der Erwerbung einer an die Umgebung angepaßten Farbe als Schutzfarbe nicht zu teilen vermag, so ist es doch schwer, eine einheitliche oder überhaupt eine Erklärung an deren Stelle zu setzen. Ich will dabei nicht leugnen, daß gelegentlich einmal eine besonders schützende Farbe deswegen konserviert wurde. Aber solange wir über die Gründe der Entstehung der Farben des Säugetierkleides nichts wissen, scheint es mir wichtiger, nach der Ursache zu suchen als nach dem Zweck.

Es mag sein, daß dabei manchmal die Nahrung<sup>1)</sup> eine Rolle spielt. So meint *Altum*, die schwarze Farbe der Eichhörnchen dem überwiegenden Genuß des Fichtensamens zuschreiben zu müssen. Dafür, daß die Nahrung die Farbe, wenigstens der Vögel, verändern kann, haben wir ja Beispiele angeführt (vgl. S. 452). Auch bei anderen Tieren wird durch das Futter die Farbe verändert. So wurden *Pictets* Schwammspinner, wenn die Raupen mit Nußblättern gefüttert waren, heller, nach *Esparssette* dunkler und ihre Brustbehaarung statt grau gelb (*Kammerer* S. 28).

Es scheint auch, daß mit manchen Farben eine gewisse Festigkeit gegen schädigende äußere Einflüsse verbunden ist. So sollen schwarze Schafe und Schweine gegen gewisse Pflanzen, die weißen schädlich sind, unempfindlich sein (*Darwin*, Domestikation II, S. 302 u. 445). Auch das häufige Auftreten von Melanos verschiedener Arten in derselben Gegend, z. B. schwarze Wölfe, Hamster und Hasen an der Wolga, worauf ich mehrfach hingewiesen habe, ist hier mit heranzuziehen. Nach *Hose* soll *Gymnura rafflesi* in Borneo auf sumpfigem Boden, ihre albinotische Varietät, *Gymnura alba*,

<sup>1)</sup> In diesem Sinne ist oft auf die biblische Erzählung von Laban hingewiesen, der je nach Wunsch gescheckte oder ungescheckte Lämmer in seiner Herde erzielte. Doch scheint es sich bei dieser Erzählung mehr um einen an das „Versehen“ gemahnen- den Glauben zu handeln.

auf trockenem Boden leben. Das würde mit dem übereinstimmen, was L ö n n b e r g gefunden hat, der glaubt, daß Säugetiermelanos besonders häufig auf feuchtem Boden sind und deshalb der Feuchtigkeit einen großen Einfluß bei der Entstehung der schwarzen Farbe zuschreiben will. (Vgl. dazu Reptilien, L e y d i g, S. 338, aber dagegen K a m m e r e r, S. 340.)

Sehr interessant in dieser Beziehung ist eine Studie von Gerrit S. M i l l e r jun. über die *Tragulus-napu*-Rassen des Rhio-Linga-Archipels. Trotz gleicher Bedingung haben sich auf den verschiedenen Inseln dieses Archipels verschieden gefärbte Rassen gebildet, deren Entstehungsursache in äußeren Bedingungen nicht gefunden werden kann.

Auch das Klima mag bei der Färbung eine Rolle spielen. Bekanntlich ist die Mehrzahl der Polartiere weiß. Daraus hat man wieder eine Schutzfärbung konstruieren wollen, aber man hat dabei ganz vergessen, daß Moschusochs und Ren nie weiß werden, daß der Eisbär auch im Sommer weiß bleibt, und daß es schließlich eine ganze Anzahl Polarfüchse gibt, die auch im Winter nicht weiß werden. Alle diese Tiere leben aber und es läßt sich nicht erweisen, daß sie schlechtere Existenzbedingungen haben, wie ihre andersgefarbten Genossen. Auch die Alpen haben solche winterweiße Tiere, aber „wenn die Gamsen schwarz werden, wird ihr Nachbar, der Hase, weiß“, sagt T s c h u d i. Vielleicht hängt die weiße Farbe der Tiere, die auch auf hohen Gebirgen wiederkehrt, mit der Kälte zusammen. Es sei in diesem Zusammenhang daran erinnert, daß bei den meisten Tieren die Innenseite der Extremitäten und der Bauch weiß gefärbt ist, also die Teile, die beim Liegen den Erdboden unmittelbar berühren. Das läßt vielleicht darauf schließen, daß Weiß dazu bestimmt ist, vor allzugroßer Wärmeausstrahlung zu schützen. Und tatsächlich gibt es nur wenig Säugetiere, die oben und unten gleich gefärbt sind. Und da ist es bezeichnend, daß gerade Baumtiere, die nicht auf der Erde schlafen, wie die Menschenaffen, Ateles oder die Faultiere, dazu gehören. Auch bei Wasserbewohnern, wie Nerz, Otter, Biber und vielen Seesäugetieren ist der Pelz oben und unten gleich oder nur wenig heller auf der Bauchseite, weil diese Tiere eben ringsum von dem gleichen Medium umgeben sind. Besonders interessant ist es aber, daß von den einheimischen Muriden gerade Hausmaus und Hausratte, welche der Kälte weniger ausgesetzt sind als ihre im Freien lebenden Verwandten, keine weiße Unterseite haben.

Noch seltener finden wir „Verkehrtfärbung“, d. h. Tiere, deren Bauch dunkler ist als der Rücken. Dabei scheint es sich meistens um Höhlenbewohner zu handeln, wie Hamster, Dachs und seine Verwandten. Allerdings ist auch beim Iltis die Oberseite heller als die Unterseite, und beim Stinktiere ist der Rücken gar in mehr oder weniger großer Ausdehnung mit weißen Streifen versehen. Diese letzteren Tiere erfreuen sich durch das



Sekret ihrer Stinkdrüsen eines weitgehenden Schutzes. Ob es aber richtig ist, in diesem Falle von „Warnfarbe“ zu reden, lasse ich dahingestellt (vgl. Schlangen S. 339).

Fast könnte es nach der schönen Schilderung von Wood so scheinen. Er schreibt nämlich: „Wenn die Stinktiere beunruhigt werden, richten sie die langen Haare des Rückens und des Schwanzes auf und entfalten das kontrastierende Schwarz und Weiß als Warnung zur vollsten Ausdehnung. Der Schwanz wird heftig hin und her bewegt und gibt die Ursache zu dem Eindruck, daß die schützende Flüssigkeit, welche das Tier absondert, durch dies Mittel gegen die Feinde geschleudert wird. Tatsächlich wird sie als dünner Strahl von den Drüsen am After ausgespritzt.“

---

### III. Lebensäußerungen der Säugetiere in Beziehungen zu anderen Lebewesen.

---

#### A. Gleicher Art.

##### 1. Fortpflanzung der Säugetiere.

Sekundäre Geschlechtsmerkmale. Wir haben schon bei der Behaarung und auch sonst gelegentlich auf Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern aufmerksam gemacht. Diese sekundären Geschlechtscharaktere der Säugetiere scheinen, mit wenigen Ausnahmen, von den schon von Darwin hervorgehobenen Gesichtspunkten aus, nämlich dem Kampfe der Männchen untereinander um die Weibchen erklärt werden zu können. Und auch hier muß ich wieder auf die schönen, klaren Ausführungen dieses Autors verweisen, der auch schon gezeigt hat, daß in anderen Fällen Erklärungsversuche versagen. Er macht mit Recht darauf aufmerksam, daß zwischen der Polygamie und der Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere Beziehungen zu bestehen scheinen. Die stärkere geschlechtliche Differenzierung scheint aber auch von einer gewissen Organisationshöhe abhängig zu sein, da sie bei tieferstehenden Ordnungen, wie Monotremen, Marsupialiern, Insektivoren, Rodentiern und Edentaten, ganz oder fast ganz fehlt, wo sie aber auftritt, wie bei *Macropus rufus* oder den Faultieren, nur sehr gering ist.

Der Kampf um die Weibchen scheint durch die ganze Säugetierreihe hindurchzugehen. Selbst so harmlose Geschöpfe wie die Hasen sind davon nicht ausgeschlossen. Dementsprechend pflegt auch das männliche Säugetier meistens größer und stärker zu sein als das Weibchen. Bei den See-säugetieren ist das in ganz besonders auffallender Weise der Fall, wo bei *Physeter*, *Macrorhinus*, *Arctocephalus*, das Männchen das Weibchen um die doppelte Größe und mehr noch übertrifft.

Diesem Kampfgesetz entsprechend haben die Männchen oft Waffen, die den Weibchen fehlen oder bei ihnen schwächer ausgebildet sind. So sind die Eckzähne der Altweltaffen im männlichen Geschlecht länger als im weiblichen; dasselbe gilt ja auch von den Hauern der männlichen Wild-



schweine. Die Stoßzähne der Elefanten oder des Narwals erreichen nur im männlichen Geschlecht eine bedeutende Länge. Das Geweih der Hirsche findet sich nur bei den Männchen, mit Ausnahme der Rentiere, wo es auch beim Weibchen, aber in viel schwächerer Weise, zur Ausbildung kommt. Bei den Cavicorniern finden wir ja vielfach in beiden Geschlechtern Hörner, aber dann sind sie häufig beim Weibchen schwächer ausgebildet. So erlangen nur bei den Bullen der afrikanischen Büffel die Hornbasen jene enorme Verbreiterung. Niemals aber finden sich etwa Hörner nur im weiblichen Geschlecht.

Aus diesen Beobachtungen hat Darwin den Schluß gezogen, daß diese Waffen zuerst von den Männchen für ihre gegenseitigen Kämpfe erworben und dann erst allmählich im Laufe der Stammesgeschichte auf die Weibchen übertragen seien. Alle diese Waffen werden nun natürlich auch noch weiter im Kampfe mit Tieren anderer Arten eine Rolle spielen und sollen an anderem Orte noch genauer besprochen werden.

Diesen Angriffswaffen entsprechend haben sich dann auch Schutzwaffen gebildet, die natürlich ebenfalls allein oder vorwiegend im männlichen Geschlecht auftreten, wie die Mähne des Löwen, des Bison, von *Eumetopias jubata*, *Vetulus silenus* usw., oder der Bart des Tigers. Wieweit aber die Bärte der Affen, namentlich der gewaltige Bart des Judasaffen, hierhergehören, ist zweifelhaft. Ebenso mag die Rückenmähne mancher Tiere, wie der Hyäne, diesen vielleicht gegen Bisse einen Schutz gewähren, was hat aber die Rückenmähne des Gamsbockes, der „Bart“, für eine Bedeutung? Wozu dient die Brustmähne des Mähnschafes, an einer Stelle, die in den gegenseitigen Kämpfen kaum besonders der Verwundung ausgesetzt ist, oder der Bart des Ziegenbockes und des Elches? Welchen Zweck hat die weitgehende Farbenverschiedenheit von *Macropus rufus* (vgl. S. 650) und die bei Lemuren und einigen Affen, wie *Pithecia* und *Mycetes*, die so weit geht, daß Männchen und Weibchen als verschiedene Arten beschrieben worden sind? Warum haben die männlichen Faultiere einen bunten, kurzbehaarten Fleck zwischen den Schultern auf dem Rücken?

Ebenso unklar ist es, warum die männliche Blasenrobbe oder das Männchen von *Macrorhinus leoninus* die Fähigkeit haben, die Nasen durch Luft aufzublasen.

Scheinerklärungen wie die, daß es sich um einen Ausfluß der Konstitution des Tieres handle, helfen hier ebensowenig weiter, wie die unbeweisbare Behauptung, daß die Unterschiede einen geschlechtlichen Reiz ausübten. Gegen beide Aussagen kann man auf *Phalanger maculatus* hinweisen, bei dem das Weibchen einfarbig, das Männchen gefleckt ist. Aber auf *Waigeu* besteht dieser Unterschied nicht, wie uns *Jentink* lehrte.

Überhaupt ist bei allen diesen Erklärungen viel zu wenig auf die rassenweise verschiedene Ausbildung dieser sekundären Geschlechtsmerkmale

Rücksicht genommen. Warum hat z. B. der Löwe der Berberei jene gewaltige Mähne, die weit über die Schultern reicht und den ganzen Bauch bedeckt, während sie beim Senegallöwen kaum bis zu den Schultern reicht und den Bauch vollständig frei läßt, und dem persischen Löwen vollständig fehlt? Warum bildet der Edelhirsch jenes als Krone bekannte Ende des Geweihes und der ihm nahe verwandte Wapiti nicht? Warum ist der Winkel, den die Stange der Cariacusarten bildet, bei den verschiedenen Formen verschieden? Diese Beispiele von der rassenweisen Veränderlichkeit der sekundären Geschlechtscharaktere ließen sich leicht vermehren. Sie zeigen, daß alle bisherigen Erklärungsversuche die Frage noch nicht erschöpfen.

Eher kann schon die ornamentale Farbe der nackten Hautstellen der Affen dem Zweck dienen, als Reiz zu wirken, besonders wenn die Färbung in der Nähe der Geschlechtsorgane sitzt. Auch die Schwellung und rotgefärbte Umgebung der Genitalien der Affenweibchen zur Brunstzeit hat wohl dieselbe Bedeutung. Kann aber die weiße Schwanzspitze des weiblichen *Distoechurus* auch so erklärt werden?

Ganz unerklärlich bleibt aber nach dieser Auffassung die geschlechtliche Verschiedenheit in der Ausbildung des Kehlkopfes bei *Hypsignathus*, der beim Männchen fast vollkommen die Lungen bedeckt und bis zum Zwerchfell hinabreicht, beim Weibchen sich aber nur bis zum *Manubrium sterni* ausdehnt.

Auch die Sekretion der an anderer Stelle schon eingehend erwähnten Hautdrüsen ist zum Teil hier zu erwähnen. Ursprünglich mögen sie wohl einfach dem Auffinden der Artgenossen gedient haben, namentlich bei Herdentieren, wo sie besonders zahlreich sind. Sie mögen dann allmählich in den Dienst der Geschlechtstätigkeit getreten sein, indem sie das geschlechtsreife Tier anzeigten und indem sie zur Brunstzeit besonders stark oder ausschließlich tätig waren, wie die Brunstfeige der männlichen Gemse. Auch die periodische Ablagerung starkkriechenden Fettes zur Brunstzeit im Schwanz von *Condylura*, *Pachyura* usw., die diesen dann stark anschwellen läßt, gehört hierher. Denn wenn sich derartige Drüsen auch meist in beiden Geschlechtern finden, so sind sie doch im männlichen stärker ausgebildet. Besonders zahlreich sind derartige Drüsen bei den Fledermäusen, wo sie meist nur im männlichen Geschlecht auftreten, und zwar hauptsächlich im Gesicht. Auch die Schenkeldrüse und der Tarsalsporn von *Echidna* und *Ornithorhynchus* (s. Fig. 523) scheinen derartige sexuelle Erregungsorgane zu sein, obgleich wir über ihre Bedeutung noch nicht ganz klar unterrichtet sind.

Zu erwähnen ist hier noch der Unterschied in der Stimme. Im allgemeinen ist die Stimmbildung der Säugetiere gegenüber der der Vögel recht einförmig. Nur *Hylobates agilis* verfügt über eine Stimme, welche eine Oktave umfaßt. Dafür ist aber häufig durch Resonanzapparate die Stimme außer-



ordentlich verstärkt. Es sind meist Kehlsäcke, welche an verschiedenen Stellen des Kehlkopfes zwischen den Knorpeln hervortreten. Gewöhnlich sind sie beim Männchen stärker oder allein entwickelt. Einen medialen Kehlsack finden wir bei Hirschen, Antilopen. Symmetrisch treten sie bei Affen auf, wie bei *Hylobates syndactylus*. Die anderen *Hylobates*-arten besitzen sie nicht. Bei alten Orang-Utan-Männchen erreichen sie ganz gewaltige Dimensionen. Sie sollen bei ihnen zum Teil als Luftkissen dienen, die die mächtigen Unterkiefer mit tragen helfen. Ein besonders kompliziertes System von Kehlsäcken finden wir bei *Mycetes*, die nach ihrer mächtigen Stimme auch Brüllaffen heißen. Einer von den Kehlsäcken liegt in Gestalt einer knöchernen, oben offenen Blase im Körper des blasenförmig aufgetriebenen Zungenbeinkörpers. Die auffällig hohen Unterkiefer bilden einen Schutzapparat für dieses Resonanzinstrument. Als Ausnahme findet sich bei Ateles, den Indris und *Lemur macaco* ein dorsaler Luftsack.

Wie schwer es ist, einen Grund für die stärkere Stimm-entfaltung der männlichen Säugetiere zu finden, hat Darwin klargelegt. Daß die Stimme überhaupt beim Zusammenfinden der Artgenossen eine Rolle spielt, dürfte wohl keinem Zweifel begegnen. Daß sie, zumal dann, wenn sie wie bei den Hirschen nur während der Brunst ertönt, im Zusammenhang mit dem Geschlechtsleben steht, ist auch kaum zweifelhaft. Schwer zu sagen ist aber, welcher Art der sei. Wir wissen wohl, daß auf den Brunstruf der Hirsche andere Männchen reagieren, auf die Kühe scheint er nicht zu wirken, während anderseits der Ruf der Rehgeiß den Rehbock herbeizieht und nicht umgekehrt, wie es ja der Jäger auch durch Nachahmen der Stimme des weiblichen Rehs, durch „Blatten“, tut. Wie ja überhaupt die Weibchen von den Männchen gesucht werden und nicht umgekehrt, was häufig bei den Vögeln der Fall ist (s. S. 473).

## 2. Zusammenleben.

Das gegenseitige Verhältnis der Säugetiere zu den eigenen Artgenossen ist ein recht verschiedenes, ohne daß sich dafür allgemeine Regeln aufstellen lassen. Bei Raubtieren kann die Begegnung selbst mit den Weibchen der eigenen Art stets feindlich sein. Anderseits tun sich die Wölfe im Winter zu gemeinsamer Jagd zu Rudeln zusammen. Ähnliches wird auch vom Löwen berichtet. Ständig in Rudeln leben *Lycaon*, *Cuon* und einige andere Caniden, wogegen der Fuchs Einsiedler ist. Wir kennen aber auch genug Pflanzenfresser, die außerhalb der Begattungszeit einsam



Fig. 523. Giftdrüse und Sporn von *Ornithorhynchus*. (Nach Seiffert aus Brandt.)  
a Drüse; b, d ihr Gang; c Sporn.

leben, wie unser Hase, wogegen das ihm nächstverwandte Kaninchen ein sehr geselliges Tier ist. Ausschließlich monogame Säuger sind selten, finden sich aber unter den kleineren Antilopen, wie den Duckern, oder kleineren Hirscharten, wie die kleinen amerikanischen Spießhirsche, das Moschustier, unter den Halbaffen *Tarsius*, *Perameles obesula* unter den Beuteltieren. Ferner nenne ich noch nach Brehm: Igel (teilweise), *Rhynchocyon* (anscheinend), *Manis pentadactyla*. Unter den Menschenaffen ist nur der Schimpanse monogam, der Gorilla lebt in kleinen Familien und der Orang-Utan außer der Paarungszeit allein, nur das Weibchen mit einem vorjährigen und einem diesjährigen Jungen zusammen.

Andere Hirscharten leben in Rudeln, welche aus den Weibchen und jüngeren Männchen bestehen. Die alten Männchen vieler Huftiere, wie Hirsche, Elefanten, Büffel usw., sind außerhalb der Brunstzeit Einsiedler. Manchmal stehen aber auch die Männchen in besonderen Rudeln, wie bei unserem Damhirsch. In allen Fällen gesellen sie sich zur Fortpflanzungszeit zu den Weibchen. Vielleicht wird durch diese zeitweise Trennung für eine Vermischung der einzelnen Familien gesorgt. Wenigstens wissen wir von den männlichen Hirschen, daß sie weite Wanderungen unternehmen.

Bei den Hirschen hat die Führung ein altes Weibchen, bei gemischten Herden, wie den Equiden oder Affen, ein erfahrenes Männchen.

Der Ursprung dieser Verbände, die bald lose, ohne bestimmtes Oberhaupt, wie bei den geselligen Nagern, bald mit anerkanntem Führer, wie bei den Pferden, sein können, ist wohl so zu denken, daß, wie beim Orang-Utan, zunächst die Jungen längere Zeit bei der Mutter bleiben. Der Nutzen ist klar. Waren es hetzende Raubtiere, so konnten sie in gemeinsamer Jagd durch gegenseitiges Zutreiben und Wegabschneiden leichter ihre Beute erjagen und auch stärkere Tiere bewältigen.

Für Pflanzenfresser aber lag er in der größeren Sicherheit, indem jedes einzelne Individuum beim Erblicken einer Gefahr die anderen warnte, durch Aufklopfen mit den Füßen bei den Kaninchen und Känguruhs oder durch Pfeifen bei den Murmeltieren und Gamsen. Oder aber, es war die Sorge nur dem Leittier der Herde anvertraut und die übrigen Glieder konnten ungestört der Nahrung nachgehen. Auch kam bei wehrhaften Huftieren und Affen der Schutz in Betracht, den sie sich bei Angriffen durch Raubtiere gegenseitig leisten konnten. Bekannt ist ja, daß bei Pavianen die alten Männchen den Schluß der fliehenden Herde bilden und dann immer zum Angriff gegen den Feind bereit sind.

Eine gegenseitige Hilfe leisten sich jedoch die Tiere nicht, mit Ausnahme der Affen und Elefanten. So schreibt Berger: „Wohl bei keiner Tierart, außer den Affen, ist der Trieb, einem kranken Genossen zu helfen, so stark ausgebildet wie bei den Elefanten. Ist einer von ihnen angeschossen, so stützen ihn die anderen, bricht er nieder, so knien die Gefährten zur Seite



und schieben ihre Stoßzähne unter den Gefallenen, andere legen den Rüssel um den Hals und versuchen ihn aufzurichten. Ich habe dies vor drei Jahren im Sudan mit eigenen Augen gesehen.“

Die Pflege für die Jungen ist zwar insofern, als die Jungen gesäugt werden, sehr weitgehend, aber doch recht einförmig. Vielfach, aber nicht immer, wird für die Jungen eine Art Nest hergestellt, das mit der eigenen Wolle gefüttert ist (Kaninchen).

Wie bei den Vögeln können wir auch bei den Säugern Nesthocker und Nestflüchter unterscheiden. Die jungen Huftiere sind fast sofort imstande, der Mutter zu folgen, während die Raubtiere blind geboren werden. Ihnen muß daher die Mutter Futter zutragen, das ihnen in der ersten Zeit vorgekaut wird. Später besteht es aus ganzen Tieren, die zum Teil noch nicht einmal getötet sind, damit sich daran die Jungen für den künftigen Beruf üben können.

Vielfach werden auch die Jungen am eigenen Leibe herumgetragen. Das Nilpferd trägt im Wasser die Jungen auf dem Nacken. Ähnliches wird von *Hydrochoerus* berichtet. Bei anderen, besonders Baumtieren, klammern sich die Jungen an der Bauchseite oder am Rücken fest, wie bei den Affen, den Pelzflatterern und den Fledermäusen, bei welchen sich die Vorderzähne zu besonderen Klammerorganen entwickelt haben (vgl. auch S. 688). Doch können bei ihnen auch Taschenbildungen der Flughaut zur Aufnahme der neugeborenen Jungen dienen, z. B. *Cheiromeles*.

Auch die Beuteltiere, die keinen Beutel besitzen, wie die Didelphyiden, pflegen ihre Jungen so herumzuschleppen. Bei den Marsupialiern, die noch einen Beutel besitzen, wird ja bekanntlich das Junge, das höchst unvollkommen geboren wird, in diesen Beutel gesteckt. Und noch lange, wenn es schon vollständig entwickelt und selbständig ist, kehrt es in diesen Zufluchtsort zurück.

---

## B. Verschiedener Art.

### 1. Anpassung an die Nahrung.

**Mundhöhle.** Diesen Abschnitt beginnen wir mit einer allen Säugetieren, aber nur im Jugendzustande gemeinsamen Anpassung. Es ist dies die Verkürzung der Kiefer aller jugendlichen Säugetiere. Bei keinem anderen Wirbeltier findet sich etwas Ähnliches. Selbst bei den Vögeln ist bei jungen Tieren der Schnabel im Verhältnis zu den anderen Körperteilen nicht verkürzt. Wir gehen wohl nicht fehl, die kurzen Kiefer der jungen Säugetiere als eine Anpassung an das Saugen zu erklären.

Noch weiter geht diese Anpassung bei den Beuteltieren. Bekanntlich werden bei ihnen die Jungen in sehr unvollkommenem Zustande geboren. Sie saugen sich nun an den Zitzen der Alten fest. Diese schwellen im Munde des Jungen an, so daß es, da die Mundränder verwachsen, nunmehr vollkommen festhängt (Fig. 524).

Um diese Verbindung zu einer besonders innigen zu gestalten,

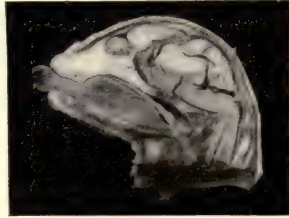


Fig. 524. Schnitt durch den Kopf eines Beuteljungens von *Dasyurus viverrinus* mit Zitze im Maul. (Nach einer Photographie von Herrn Prof. Klaatsch.)

hat die Zunge des Jungen, wie dies Klaatsch zeigt, eine Vertiefung, eine „Zitzengrube“, die zum Umfassen der Zitze der Alten dient (Fig. 525 u. 526).

Die Anpassung an die Nahrungsaufnahme bei erwachsenen Säugetieren beginnt schon mit der Umgebung der Mundspalten. Sind doch selbst in einem Falle die Schnurrhaare in den Dienst der Nahrungsaufnahme getreten.



Fig. 525. Zunge eines Beuteljungens von *Didelphys virginianus* mit Zitzengrube. (Nach einer Photographie von Herrn Prof. Klaatsch.)



Fig. 526. Zunge eines Beuteljungens von *Halmaturus* sp. mit Zitzengrube. (Nach einer Photographie von Herrn Prof. Klaatsch.)

Bei dem Walroß sind sie lang, hart, wie dicke drahtige Borsten. Sie stehen nach vorn vor der Mundöffnung, die sie ganz einhüllen, und sollen dazu dienen, Muscheln, Schnecken und andere Seetiere, die am Grunde des Meeres festsitzen, loszufegen.



Weit häufiger als diese Ausnahme, und auch natürlicher ist die Verwendung der Lippen im Dienst des Nahrungserwerbes. Sie sind auch in Anpassung an diese Verwendung recht vielgestaltig geworden.

Die eigenartig großen und breiten Lippen der Fledermausgattung

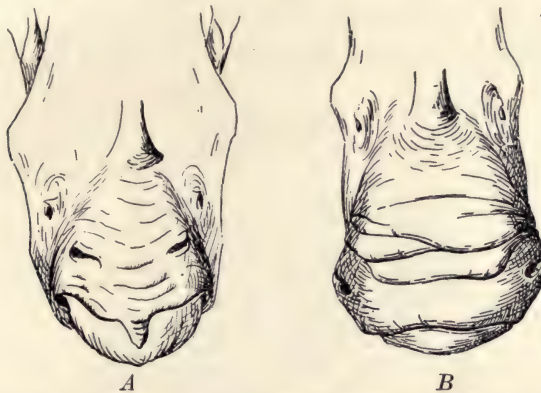


Fig. 527. Kopf vom Nashorn (Fig. A) und vom weißen Nashorn (Fig. B) von vorn, um den Unterschied zwischen Zweigfresser mit dem fingerartigen Fortsatz der Oberlippe und Grasfresser mit gerader abgeschnittener Oberlippe zu zeigen. (Orig.)

*Hypsignathus* sind prachtvoll geeignet, Feigen und andere reife Früchte, die den Tieren zur Nahrung dienen, festzuhalten und auszusaugen. Zweifel-

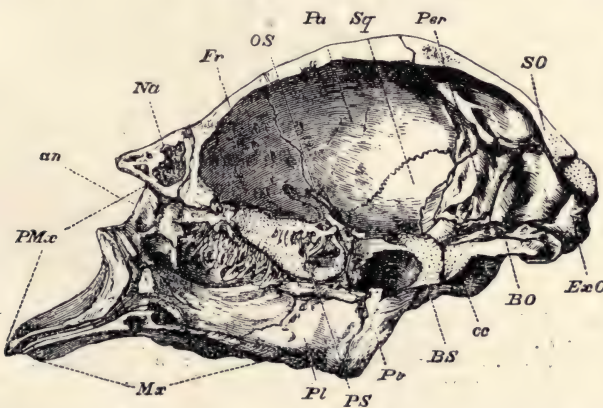


Fig. 528. Längsschnitt durch den Schädel eines sehr jungen *Elephas africanus*. Die Luftsinus sind noch nicht entwickelt, so daß der Schädel noch dem der anderen Säugetiere gleicht. (Nach Flower.)  
*PMx.* Maxillare; *Na.* Nasale; *Fr.* Frontale; *OS.* Orbitosphenoid; *Pa.* Parietale; *Sq.* Squamosum; *Per.* Peroticum; *SO.* Supraoccipitale; *ExO.* Exoccipitale; *BO.* Basioccipitale; *BS.* Basisphenoid; *Pl.* Gaumenbein; *Pt.* Flügelbein; *PS.* Prärsphenoid; *Mx.* Maxille; *an* vordere Nasenöffnung.

haft muß es bleiben, welche Rolle dabei dem riesig vergrößerten Kehlkopf zukommt. Da er aber nur beim Männchen so gewaltig entwickelt ist, haben wir es wohl eher mit einem sekundären Geschlechtscharakter zu tun (vgl. dort S. 655).

Bei Grasfressern finden wir vorne gerade abgeschnittene und, im Vergleich mit Fleischfressern, sehr bewegliche Lippen, wie bei unseren Rindern und Pferden. Bei Zweigfressern, wie es die Giraffe ist, wird die Lippe ein vorne zugespitztes, noch beweglicheres Greiforgan. Sehr charakteristisch in dieser Beziehung ist die Gestaltung des Maules bei den Nashörnern. Bei der gewöhnlichen Form, die Zweige frißt, ist die Oberlippe lang und dreieckig zugespitzt (s. Fig. 527 A), während

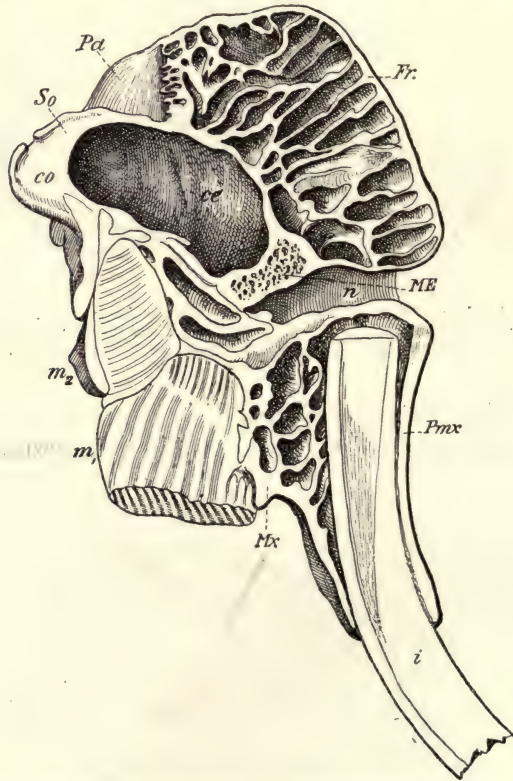


Fig. 529. Längsschnitt durch den Schädel von *Elephas indicus* (adult). (Nach Zittel.)

So, Supraoccipitale; co, Hinterhauptscondylus; Pa, Scheitelbein; Fr, Stirnbein; Mx, Oberkiefer; Pmx, Zwischenkiefer; ME, Mesethmoideum; ce, Hirnhöhle; n, Nasenhöhle; i, Schneidezahn;  $m_1$ ,  $m_2$  erster und zweiter Backenzahn.

sie bei dem grasfressenden weißen Nashorn gerade abgeschnitten (s. Fig. 527 B) und außerdem mit einer scharfen Hornleiste zum Abschneiden des Grases versehen ist. Auch die gespaltene, lang vorstreckbare Oberlippe der Kamele findet mit bei der Nahrungsaufnahme Verwendung. Ebenso die beweglichen Lippen der Menschenaffen, von denen besonders die Unterlippe des Schimpansen sehr ausgedehnt werden kann und beim Trinken mit Wasser vollgefüllt wird.

Verlängert sich mit der Oberlippe auch noch die Nase, so entsteht ein



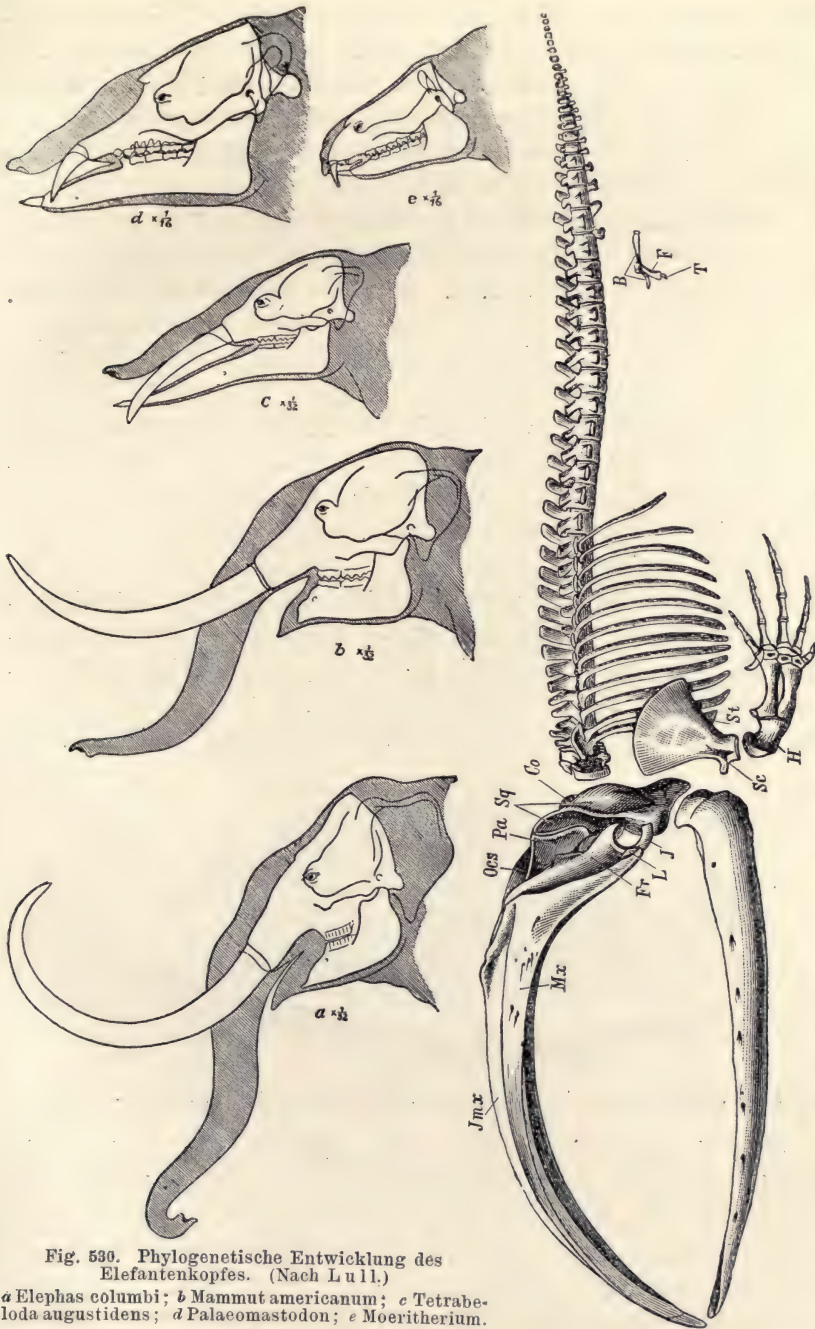


Fig. 531. Skelett von *Balaena mysticetus*. (Nach Eschricht u. Reinhardt aus Claus-Grobben.)

Ocs. Occipitale; Co. Condylus occipitalis; Sq. Squamosum; Pa. Parietale; Fr. Frontale; Jm. Jugale; L. Lacrymale; Mx. Maxillare; Int. Intermaxillare; H. Humerus; Sc. Scapula; B. Becken; F. Femur; T. Tibiaradment.

Fig. 530. Phylogenetische Entwicklung des Elefantenkopfes. (Nach Lull.)

a *Elephas columbi*; b *Mammut americanum*; c *Tetrabeloda augustidens*; d *Palaeomastodon*; e *Moeritherium*.

Rüssel, der beim Tapir kurz ist, beim Elefanten aber das bekannte Greiforgan bildet. Befähigt dazu wird es noch besonders durch einen sehr beweglichen, medianen, fingerförmigen Fortsatz.

Dieses lange, kräftige Greiforgan, wie es der Rüssel des Elefanten vorstellt, benötigt natürlich eine besonders gut ausgebildete Muskulatur. Um dafür eine genügend große Ansatzfläche zu schaffen, war eine Vergrößerung der Kopf-, besonders der Stirnknochen nötig. Damit diese nun aber wiederum nicht zu schwer wurden, bildeten sich im Inneren der Knochen Lufräume (s. Fig. 529) aus. Diese fehlen noch dem jungen Elefanten (s. Fig. 528), so daß dessen Schädel dem der übrigen Säuger viel ähnlicher ist, als der des alten. Solche Luftsinus zeigen die Knochen des Elefantenschädels aber noch an anderen Stellen, z. B. unter den Wurzeln der Stoßzähne. Hier haben sie wohl den Zweck, den Knochen eine gewisse Elastizität zu geben und dadurch die Wucht des Stoßes abzuschwächen. Ähnlichen Zweck neben der Erleichterung haben wohl auch die Sinus in den Stirnbeinen und Hornzapfen vieler Cavicornier. Interessant ist der Parallelismus in der individuellen Entwicklung des Elefantenschädels mit der Stammesgeschichte (s. Fig. 630). Auch hier finden wir am Anfang einfache Schädel vom Bau der übrigen Säuger ohne Luftsinus, und erst allmählich wird der Elefantenschädel erreicht.

Beachtenswert ist übrigens, wie das Gewicht des Kopfes auf die Vorderfüße des Elefanten wirkte. Sie mußten bei ihm entsprechend kräftig entwickelt werden und übertreffen so die Hinterfüße, worauf Virchow aufmerksam machte, um ein bedeutendes an Größe.

Beim Schwein dient der Rüssel zum Wühlen. Er trägt bei ihm vorne

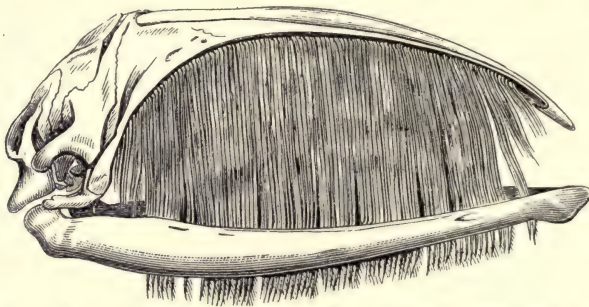


Fig. 532. Schädel von *Balaena mysticetus* mit Barten. (Nach règne animal aus Claus-Grobben.)

eine Scheibe, die durch ein besonders feines Tastgefühl ausgezeichnet ist und so beim Auffinden der Nahrung im Boden wesentlich mithilft. Wie beim Maulwurf ist auch beim Schwein der Rüssel durch eine besondere Verknöcherung, *Os praenasale*, gestützt. Ein solches findet sich aber auch bei Tieren, die nicht wühlen, wie bei *Bradypus*, *Choloepus*, wo es vielleicht ein Rest der früheren grabenden Lebensweise (vgl. S. 590) ist, und *Tapirus*.

Die sonst noch vorkommenden Rüsselbildungen bei *Cystophora*, *Macrohinus*, *Rhinopithecus*, *Nasalis* gehören zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen und sind dort zu besprechen (S. 675), während die Bedeutung



der langen beweglichen Nase des Nasenbären, von Myogale, der Elefantenspitzmaus u. a. zweifelhaft ist. Bei Myogale mag sie allerdings mit dem Wasserleben zusammenhängen. Die Tiere schwimmen unter Wasser und strecken nur die Rüsselspitze zum Atmen heraus.

Wo das ganze Maul in den Dienst der Nahrungsaufnahme tritt, wird die Mundspalte sehr weit. Dies ist bei den Fledermäusen (s. Fig. 522) der Fall, die mit offenem Maule im Fluge Insekten fangen. Durch Verkümmern des Oberkiefers ist die Mundöffnung bei ihnen noch erweitert (Parallelerscheinung zu Schwalben und Nachtschwalben, S. 501 u. 502).

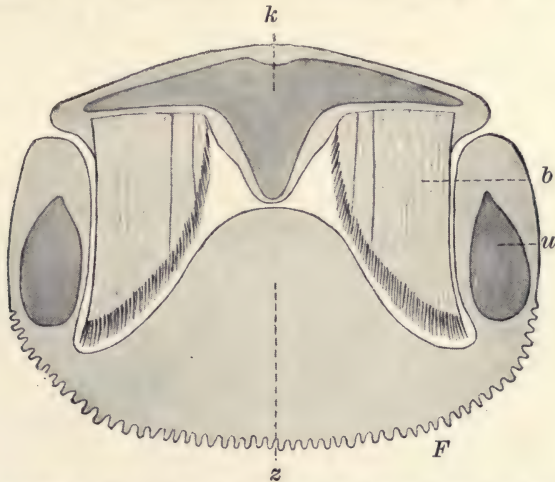


Fig. 533. Querschnitt des vorderen Teiles des Kopfes eines Bartenwales (Balaenoptera) schematisiert. (Nach Yves Delage verändert aus Boas.)

b Barte; F Furchen der Haut; k vorderer Teil des Schädels; u Unterkiefer; z Zunge.

Bei den Walfischen tritt der ganze Rachen in den Dienst der Nahrungsaufnahme. Diese Tiere, die vermöge ihres kleinen Schlundes nur Tiere bis etwa zur Größe eines Herings schlucken können, aber wegen ihrer gewaltigen Körpergröße auch eine entsprechende Nahrungsmasse brauchen, begeben sich an Stellen, wo im Meere eine ungeheure Ansammlung von Wassertieren stattfindet, das sind z. B. die Abschmelzstellen der Gletscher oder die Laichplätze der Fische, weshalb die Wale auch den Heringszügen folgen. Hier nehmen sie eine große Menge des durch die Fülle der Nahrungstiere beinahe breiartigen Wassers in das Maul, sieben es gewissermaßen durch und schlucken den Rest herunter. Die dazu erworbenen Einrichtungen sind folgende. Zunächst haben sich die Kiefer ungeheuer verlängert, so daß der Kopf bei Balaena ein Drittel der ganzen Körperlänge beträgt (Fig. 531). Bei den Zahnwalen bilden dann die kegelförmigen Zähne einen einfachen, noch unvollkommenen Seihapparat, ähnlich wie die Zähne mancher Krokodile oder die Lamellen im Schnabel mancher Schwimmvögel. Bei den Bartenwalen, die kleinere Tiere, besonders Krustazeen und andere das „Walfisch-

aas“ zusammensetzende Wirbellose fressen, ist der Seihapparat noch feiner ausgebildet. An Stelle der Zähne treffen wir in ihrem Maule die Barten (s. Fig. 532). Das sind sichelförmige Platten aus Horn, die sich aus dem Schleimepithel des Mundes entwickeln und den Gaumenleisten der übrigen Säuger entsprechen. Dadurch, daß ihr Innenrand fein zerfasert ist und sie sehr dicht stehen, bilden sie ein feinmaschiges Netz. Schwimmt nun der Bartenwal mit geöffnetem Maul, so strömt das Wasser durch die Barten wie durch ein Sieb, die kleinen Tiere werden zurückgehalten und beim Schließen des Maules durch die Zunge hinabbefördert.

Diese ist ein dickes Organ geworden, das das ganze Maul ausfüllt (s. Fig. 533). Es kann aber hinuntergedrückt werden, so daß namentlich bei den Furchenwalen, wo die Kehlhaut infolge der Furchen besonders ausdehnungsfähig ist, bei geöffnetem Rachen ein gewaltiger hohler Raum



Fig. 534. *Tamandua tetradactyla* L. Der Greifschwanz und die hakenartigen Vorderfüße sind Anpassungen an das Baumleben. Die mächtigen Krallen, die als Spitzhacke zum Öffnen der Termitenbaue dienen, werden zur Schonung beim Gehen auf ebener Erde nach innen eingeschlagen. Der lange röhrenförmige Kopf mit der kleinen Mundöffnung ist eine weitere Anpassung an Termitennahrung.

entsteht, der mit dem die Nahrungstiere enthaltenden Wasser vollgeschöpft wird. Durch Kontraktion eines in der Kehlhaut liegenden Muskels wird nach K ü k e n t h a l die Zunge gegen den Gaumen gedrückt; dadurch wird das Wasser seitlich herausgepreßt, während die Nahrungsteilchen in den Schlund gleiten.

In ähnlicher Weise wird auch die Zunge des Schnabeltieres verwendet. Sie ist fleischig, aber mit hornigen Zähnen besetzt. Hinten trägt sie eine Anschwellung, die die Mundhöhle vollständig ausfüllt. So wird auch hier der Schnabel zum Seihapparat.

Im Gegensatz zu der mächtigen Mundspalte der Wale kann sie bei Insektenfressern, und zwar speziell bei Ameisen- und Termitennahrung, auf ein Minimum reduziert werden. Beim Ameisenigel, *Myrmecophaga Tamandua* (s. Fig. 534), *Orycteropus*, *Manis* und anderen Termitenfressern ver-



längern sich die beiden Kiefer sehr stark, bleiben aber bis vorne hin von Haut umhüllt und bilden so ein langes Rohr, das nur vorne eine kleine Öffnung trägt und in dem sich die wurmförmige Zunge bewegt. Diese lange, vorstreckbare Zunge ist überhaupt ein Charakteristikum der Ameisen- und Termitenfresser (vgl. Spechte S. 506 ff.) und findet sich auch bei *Pholidota*, *Myrmecobius* und *Tarsius*. Bei den letzteren dient sie neben dem Insektenfang hauptsächlich zum Auflecken von Honig aus Blüten. Sie wird von den meist enorm entwickelten *Glandulae sublinguales* und *submaxillares* mit einem klebrigen Sekret überzogen und so geeignet zum Fang von Ameisen und Termiten, in deren Baue sie gesteckt wird.

Diese Beweglichkeit der Zunge verlangt eine besonders ausgebildete Muskulatur. Um ihr eine genügende Ansatzfläche zu bieten, verlängerte sich bei den Maniden der hintere Fortsatz des Brustbeins, das *Xiphisternum*. Im extremsten Fall, bei den asiatischen Maniden, entsendet es zwei Knorpelstäbe nach rückwärts, die bis in die Gegend des Beckens reichen, sich hier verbinden und wieder zwei Stäbe nach vorn schicken (s. Fig. 535).

Auch die lange bewegliche Zunge von *Tarsipes* dient wohl vorwiegend dem Insektenfang. Und wenn sie, wie Gilbert berichtet, in die Blüten gesteckt wird, geschieht das wohl weniger des Honigs als der darin befindlichen Insekten wegen, wie das ja auch bei den sog. „honigsaugenden“ Vögeln (vgl. S. 511) der Fall ist. An solche erinnert auch, daß die Ränder der Zungenspitzen leicht gesägt sind. Aus ähnlichem Grunde besuchen wohl auch gewisse neuweltliche Fledermäuse die Blüten von *Bauhinia magelandica*, *Eperua falcata*, wobei sie gleich die Blüten dieser Bäume befruchten. Und es ist interessant, daß *Glossonycteris geoffroyi* eine pinselartige Zunge wie ein Kolibri hat.

Bei vielen dieser Tiere hat aber die Zunge noch eine weitere Funktion übernehmen müssen. Bei ihnen ist das Gebiß geschwunden. Als Folge davon wurden die Kiefer niedrig, die Gelenkverbindung des Unterkiefers schlecht ausgebildet und die Kaumuskulatur ging zurück. Einen Teil der Kautätigkeit übernahm nun bei verschiedenen Tieren die Zunge. Sie wurde bei *Myrmecophagiden* und *Echidna* zu einem Triturationsorgan, indem ihre Papillen verhornten. Bei *Ornithorhynchus* treten sogar zwei richtige Hornzähne auf. Als Antagonisten wirken bei *Echidna* und den Gürteltieren die harten Gaumenleisten, die den *Myrmecophagiden* allerdings fehlen. Eine ähnliche Einrichtung zeigen manche Fledermäuse. Hier sind es aber gerade

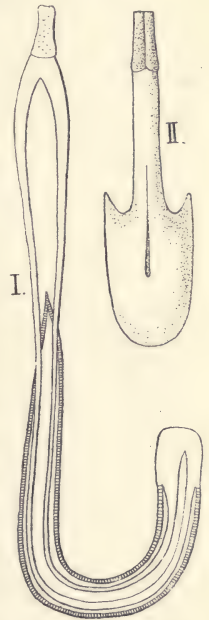


Fig. 535. Xiphisternum  
I von *Manis tricuspis*,  
II von *Manis javanica*.  
(Nach Weber.)

die fruchtfressenden Megachiropteren und Glossophagen, deren Zungen verhornte, sogar mehrspitzige Papillen tragen (s. Fig. 536).

Es sei hier an die außerordentlich bewegliche Zunge der Bären erinnert. In welcher geschickter Weise sie als Greiforgan zum Hervorholen von Brot aus Spalten verwendet wird, habe ich wiederholt mit Staunen in Tiergärten beobachtet. Wahrscheinlich hängt das mit der Vorliebe des Bären für Honig zusammen. Auch die Zunge der Faultiere, die wie die der verwandten Ameisenfresser sehr lang und schmal ist, kann weit aus dem Maule herausgestreckt und fast wie eine Hand zum Ergreifen der Blätternahrung gebraucht werden.

Ebenso wie hier die Zunge dem Ergreifen der Nahrung dient, kommt dies auch sonst vor. Bei den Rindern z. B. ist sie spitz, sehr beweglich, lang herausstreckbar und mit sehr derber Haut bekleidet. Mit ihrer Hilfe erfassen die Tiere die Grasbüschel und ziehen sie straff, um sie dann mit den allein ausgebildeten unteren Schneidezähnen abzuschneiden.

Bekannt ist ja ferner die löffelfartige Form, die die Zunge des Hundes annimmt, wenn er Wasser säuft. Er tut dies nicht saugend, sondern wirft sich gewissermaßen mit diesem Löffel das Wasser in den Mund.

Ferner finden Hörner Verwendung im Dienst des Nahrungserwerbs. So sollen Rentiere mit den schaufelförmigen Augensprossen ihres Geweihes den Schnee beiseite schaufeln, um zum Futter zu gelangen, was allerdings von anderer Seite bestritten wird. Und Roosevelt berichtet von Taurotragus gigas, daß sie die höheren Zweige mit ihrem Gehörn herunterbiegen, um zu den Blättern zu gelangen.

Zum Ergreifen der Nahrung dienen auch die Vorderfüße, namentlich dort, wo sie als Hände<sup>1)</sup> entwickelt sind. Da sie so den Kopf entlasteten und die Kiefer daher nur eine geringere Muskelarbeit zu leisten brauchten, gaben sie mit die Möglichkeit zur Verkürzung der Kiefer und der weiteren Umgestaltungen am Schädel des Menschen. Ihr Fehlen anderseits wurde öfters die Ursache zur Ausbildung langer Hälse, wie bei der Giraffe, während selbst die schweren Menschenaffen vermöge ihrer langen Arme sehr weit entfernte, sonst unzugängliche Nahrung erlangen konnten und so ihren kurzen Hals behielten.

**G e b i ß.** Das ursprünglichste Greiforgan beim Erfassen und Festhalten

<sup>1)</sup> Es sei hierbei die eigenartige, wenn auch ziemlich unerklärliche Eigenschaft des Waschbären (*Procyon lotor*) erwähnt, seine Nahrung, bevor er sie zum Munde führt, mit den Händen in Wasser zu tauchen und abzuwaschen, und Chiropotes, jene südamerikanischen Affen, deren Name daran erinnert, daß die Tiere aus der hohlen Hand trinken sollen. Es gibt noch eine Anzahl anderer für uns unklarer Gewohnheiten bei Säugern, die hier gleich mit erwähnt seien. Dahin gehört z. B. die Gewohnheit der Hartebeeste, ihren Kot auf bestimmten plattgetretenen Plätzen abzusetzen, wovon uns Berger und Roosevelt berichten, oder die Eigentümlichkeit der Viscacha, alle möglichen Gegenstände um ihre Baue anzuhäufen, was Darwin erzählt.



der Nahrung aber waren jedenfalls die Zähne. Häufig dienen sie noch diesem Zweck, wie die Eckzähne der Raubtiere.

Die Schneidezähne haben wohl auch noch meistens diese Bedeutung beibehalten. Kommt doch ihr Name von ihrer Tätigkeit, die Nahrung abzuschneiden. Bei Grasnahrung wird dies noch wirksamer erreicht, wenn an Stelle der einen, oberen Schneidezahnreihe ein festes elastisches Polster tritt, wie das im Zwischenkiefer der Wiederkäuer der Fall ist. Hier erfaßt die Zunge das Gras, zieht es straff, und die unteren Schneidezähne schneiden es ab, indem sie gegen die obere elastische, feste Platte drücken.

Die Backenzähne stehen meistens nicht mehr im Dienst des Nahrungserwerbes. Sie haben die Aufgabe übernommen, die Nahrung zu zerkleinern. Der verschiedenen Anforderung, die infolge der Verschiedenartigkeit der Nahrung an sie gestellt wurde, hat sich ihre Form anpassen müssen. Allerdings war diese nicht allein maßgebend, sondern die Art, wie gekaut wurde, wirkte dabei entsprechend dem ausgeübten mechanischen Reize mit.

Diese Kaubewegung ist nämlich keineswegs überall gleich. Ihr entspricht auch die Form des Unterkiefergelenkes.

Im einfachsten Fall geht die Bewegung des Unterkiefers, wie beim Menschen und den Raubtieren, von oben nach unten (orthale), dann ist der Condylus walzenförmig und liegt in einer dem Ausschnitt eines Zylinders entsprechenden Gelenkgrube. Die Diät ist in diesem Fall omnivor oder karnivor. Im ersteren Fall ist oft noch eine kleine seitliche Bewegung möglich. Wird die Gelenkgrube in sagittaler Richtung rinnenförmig, dann geht die Bewegung von hinten nach vorn (propalinal), Nagetiere, Elefanten. Verlängert sich dagegen das Gelenk zu einer querstehenden Rinne, so ist die Kaubewegung eine seitliche, laterale oder transversale, von rechts nach links gerichtete (Wiederkäuer). Beide Male handelt es sich um Zerreibung pflanzlicher Nahrung. Da bei Nagern und Wiederkäuern außerdem noch eine Beweglichkeit der Unterkieferäste gegeneinander möglich ist, so wird die ganze Kaubewegung eine sehr komplizierte. Ihr entsprechen denn auch die kompliziert gebauten Zähne dieser Tiere.

Die Differenzierung der Backenzähne aus rein mechanischen Ursachen kann man sich mit W i n g e, C o p e, O s b o r n u. a. phylogenetisch etwa wie folgt denken: Die ursprünglich einspitzigen Reptilienzähne standen oben und unten in alternierenden Reihen. Nun sandte jede Hauptspitze, Protoconus (Protoconid)<sup>1)</sup>, dem vor und dem hinter ihr stehenden Zahn des anderen Kiefers je eine Spitze entgegen, den Paraconus (Paraconid)<sup>1)</sup>

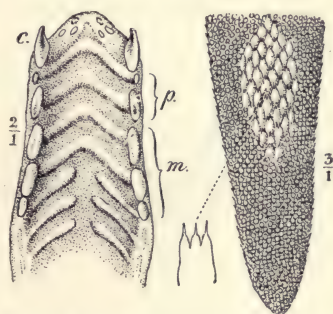


Fig. 536. *Callinectes rosenbergi* Jent. Gaumenleiste, rechts Oberfläche der Zunge mit den Papillen, von denen eine vergrößert ist.  
(Nach Jentink aus Weber.)

und den Metaconus (Metaconid)<sup>1)</sup>. So entstand das trikonodonte, dreispitzige Stadium, das von den jurassischen, nach ihrer Zahnform als Triconodontidae (Fig. 537) zusammengefaßten Säugern bekannt ist. Da aber nun obere und untere Zahnreihe nicht senkrecht übereinanderlagen, sondern die letztere innerhalb der ersteren, trat eine Verschiebung ein, und zwar vom Paraconus und Metaconus nach außen, vom Paraconid und Metaconid nach innen. Diese Zahnform ist die herrschende bei den Säugetieren von der Kreide bis zum Eozän. Sie wird als trituberkular bezeichnet und gab als phylogenetisch wichtige Grundform der Theorie, welcher wir hier folgen, den Namen Trituberkulartheorie. In einigen primitiven Gebissen rezenter Säuger erhielt sich diese Form bis zur Jetztzeit, so bei Chrysochloris und den Molaren einiger anderer Insektivoren und von Didelphys und den Lemuriden.

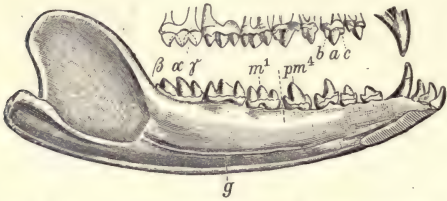


Fig. 537. *Triconodon mordax*. Unterkiefer- und Oberkieferzähne restauriert.  
(Nach Osborn aus Zittel.)

Diese ineinandergreifenden dreispitzigen Kauflächen sind besonders zum Zerkleinern von Insekten mit ihrem harten Chitinpanzer geeignet. Noch zweckmäßiger dafür ist es, wenn sich die Innenspitze mit der äußeren durch schneidende Leisten verbindet. So entsteht ein Dreieck

(Trigon), wonach diese Zahnform auch trigonid genannt wird. Dieser Zahn erfuhr weitere Gestaltung durch Ausbildung eines hinteren Anhanges (Talon bzw. Talonid). Dieser Anhang trug ursprünglich nur einen Tuberkel (Hypocon, Hypoconid), wie der untere Reißzahn vieler Raubtiere, z. B. *Viverra*.

Bei Vergrößerung dieses Talons bekam er nach innen eine zweite Spitze (Entoconid), wie der untere Reißzahn des Hundes, oder gar drei, welche in das Trigon des dahinterliegenden Oberkieferzahns eingriffen. Dieser tuberkulo-sektoriale Zahn bildet die Ausgangsform für die Molaren der Ungulaten, Carnivoren und Primaten. Je nach der Zahl seiner Höcker Tuberkeln, wird er als quadri-, quinque- oder sextituberkular bezeichnet.

Die Entwicklung des Gebisses in diesen einzelnen Gruppen wollen wir jetzt verfolgen (s. Fig. 538—556). An den Anfang unserer Betrachtungen müssen wir die allgemeine Regel stellen, daß bei der Umwandlung des Gebisses der Oberkiefer dem Unterkiefer und die Molaren den Prämolaren voranzugehen pflegen.

Wir beginnen mit dem Hund. Seine Gebißformel lautet:

$$\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$$

<sup>1)</sup> Osborn nennt alle primären Kegel Conus, die intermediären unbedeutenderen Conulus und hängt an die der unteren Backenzähne die Silbe „id“ an.



Im Unterkiefer des Hundes (s. Fig. 538) finden wir die Prämolaren noch dem ursprünglichen trikonodonten Zustand sehr ähnlich, der letzte Prämolare ist tuberkulo-sektorial, während die beiden folgenden Molaren mehr eine Platte mit vier Höckern darstellen, also noch stärker umgeänderte Gebilde sind. Die Zähne beider Reihen stehen ferner alternierend, und wir sehen deutlich, wie die unteren die oberen beeinflussen. Der ersten Spitze des unteren Reißzahns schickt der obere, der den Molaren angehört, vorn ein kleines Spitzchen entgegen. Aber diese Spitzen treffen nicht aufeinander, sondern gehen ebenso wie die Hauptspitzen aneinander vorbei. Der obere Reißzahn und die vordere Hälfte des unteren, das Trigonid, wirken also mit ihrer klingenförmigen Gestalt wie zwei Scheren, und als Fortsetzung der beiden Scherenzweige nach vorn erscheinen die schneidenartigen Prämolaren. Was also im Backenzahngewiß des Hundes vor dem Vorder- rand des ersten Molaren im Oberkiefer und vor dem Talonid des letzten Prämolaren im Unterkiefer liegt, kann als Komponente einer Schere aufgefaßt werden, was dahinter liegt, als Teile einer Presse, wie wir sehen werden, da die einzelnen Teile nicht aneinander vorbeischneiden, sondern aufeinander treffen.

Dem Talonid des unteren Reißzahnes schickt der erste obere Molar eine Platte mit zwei stumpfen Höckern entgegen. Der vordere Höcker trifft auf den Talon des unteren Reißzahns labial vor dessen Außenhöcker, während dieser Außenhöcker, der Hypoconid, auf den oberen ersten Molaren etwa in der Mitte des ganzen Zahnes, zwischen alle vier Höcker trifft. Dieser obere Molar bildet aber noch einen weiteren Fortsatz nach innen über die beiden Innenhöcker hinaus. Dieser Fortsatz bildet beim Kauen das Gegenstück zu dem Innenhöcker (Endoconid) des Talonid des unteren Reißzahnes. Dasselbe wiederholt sich in ähnlicher Weise bei den folgenden Molaren.

Der Unterschied zwischen der vorderen Gebißhälfte und der hinteren besteht also darin, daß, während die vorderen scherenartig aneinander vorbeischneiden, die hinteren wie eine Presse aufeinander treffen. Die einfache Überlegung lehrt uns aber, daß Fleisch nicht durch Quetschen, sondern nur durch Schneiden in kleine Stücke zerteilt wird, während wir selbst ja unsere Körnerfrüchte durch Reiben mit breiten Platten zermahlen. Somit stellt sich der vordere Teil des Hundegebisses als Fleischfresser-, der hintere als Pflanzenfressergebiß heraus. Die Grenze zwischen beiden liegt oben vor dem ersten Molar, unten mitten im letzten Prämolare, nämlich zwischen dessen Talonid und Trigonid. Aber auch die Verteilung der beiden Apparate im Maule wird uns klar. Wollen wir etwas mit einer Schere schneiden, so rücken wir den Gegenstand etwas von dem Angelpunkt der Schere ab. Wollen wir eine Nuß knacken, so schieben wir sie möglichst dicht an den Angelpunkt der beiden Arme des Nußknackers, weil wir so größere Gewalt entfalten können. Da nun zum Zerreiben der äußerst festen und konsistenten

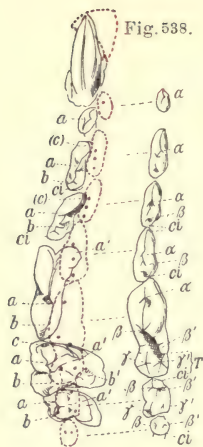


Fig. 539.

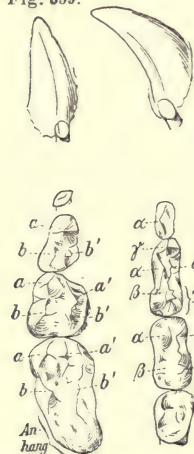


Fig. 542.

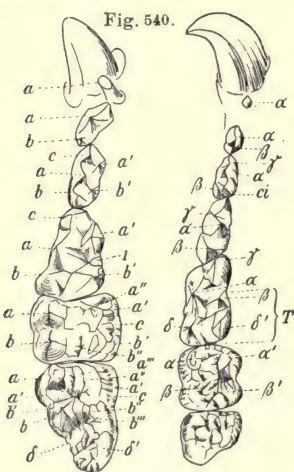
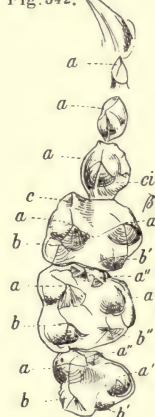


Fig. 540.



Fig. 543.



Fig. 541.



Fig. 544.

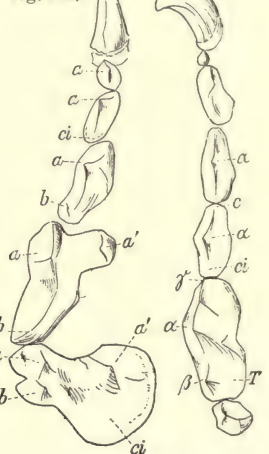


Fig. 545.

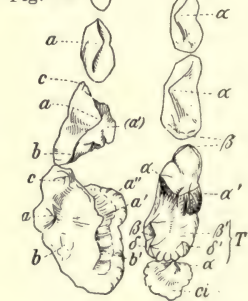


Fig. 538 bis 556. Fig. 538 *Canis familiaris* (Neufundländer). Fig. 539 *Ursus arctus*. Fig. 540 *Ailuropus*. Fig. 544 *Mustela martes*. Fig. 545 *Meles taxus*. Fig. 546 *Lutra brasiliensis*. Fig. 547 *Enhydra marina*. Fig. 553 *Equus asinus*. Fig. 554 *Tapirus*. Fig. 555 *Mus decumanus*. Fig. 556 *Hydrochoerus* p. Prämolar. Alle anderen Figuren sind Originale. Die Buchstaben bedeuten die Haupthöcker, nischen, im Unterkiefer mit griechischen Buchstaben; Buchstabe mit Strich oben (z. B.  $\alpha'$ ) sind aus (Styli der Amerikaner). Es ist ferner  $\alpha$  bzw.  $\alpha'$  Cingulum;  $T$  Talon; Buchstabe in Klammer z. B. ( $b$ ), sehr derste aus dem Cingulum hervorgegangene Spitze;  $vm$  u.  $hm$  in Fig. 553 Vordermarke bzw. Hintermarke. Stellung gezeichnet, um das Zusammenwirken der einzelnen Zähne und das Zusammentreffen der ein-

Nach amerik. Bezeichnungsweise ist im Oberkiefer:  $\alpha$  Paraconus;  $b$  Metaconus;  $\alpha'$  Protoconus;  $b'$  Hypoconus;



Fig. 547.

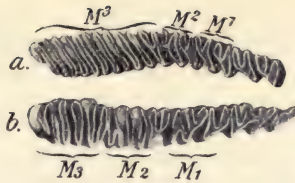
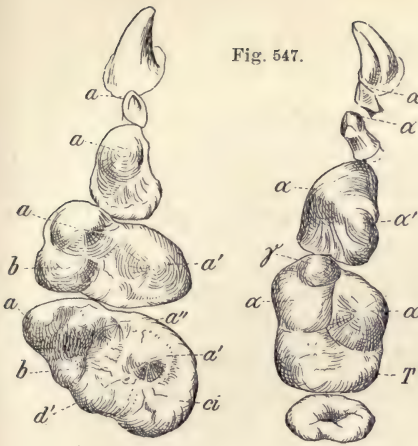


Fig. 556.

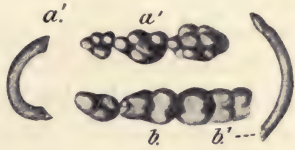


Fig. 555.

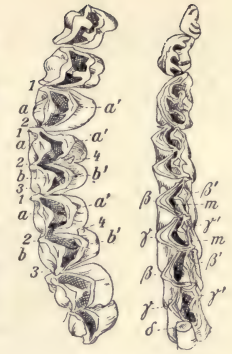


Fig. 549.

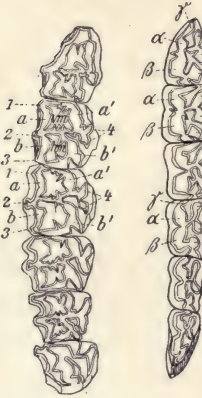


Fig. 553.

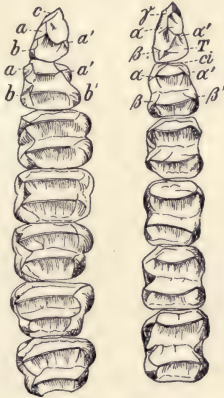


Fig. 554.

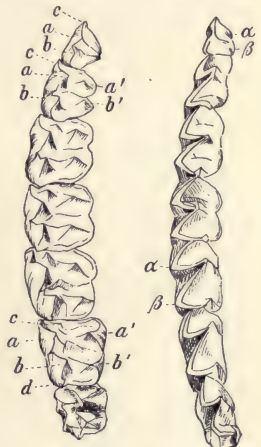


Fig. 551.



Fig. 550.

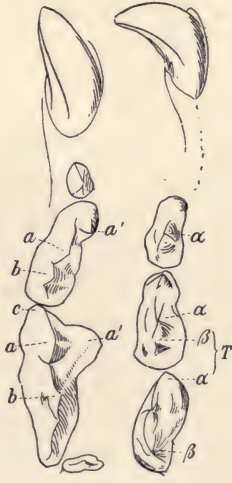


Fig. 552.

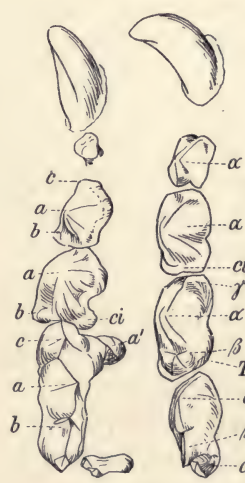


Fig. 548.

melanoleucus. Fig. 541 *Ailurus fulgens* Cuv. Fig. 542 *Procyon cancrivorus*. Fig. 543 *Nasua socialis*. Fig. 544 *Hyaena*. Fig. 549 *Ovis aries*. Fig. 550 *Dicotyles torquatus*. Fig. 551 *Procavia brucei*. Fig. 552 *Pybara*. Fig. 555 u. 556 nach de Terra. Darin  $\alpha$  Oberkiefer;  $\beta$  Unterkiefer;  $M$  bzw.  $m$  Molaren;  $\alpha'$  Protoconulus;  $\beta'$  Metaconulus. Unterkiefer:  $a$  Protoconid;  $\beta$  Hypoconid;  $\alpha'$  Paraconid;  $\beta'$  Hypoconulid.

Pflanzen große Kraft nötig ist, so liegt das Pflanzenfressergebiß näher den Mundwinkeln, das Fleischfressergebiß aber entfernter davon. Dementsprechend finden wir nun bei den Carnivoren, je nachdem, ob sie mehr Fleisch- oder mehr Pflanzenfresser sind, den vorderen oder den hinteren Teil des Gebisses besser entwickelt.

Schon bei den Hunden läßt sich dies beobachten. Der nur von Fleisch lebende *Cuon* hat gering entwickelte Backenzähne und sogar den letzten im Unterkiefer schon verloren, der Talon des Unterkieferreißzahnes ist einspitzig. Dagegen sind seine Prämolaren sehr kräftig. Bei dem südamerikanischen Mähnenhund, der mit Vorliebe Zuckerrohr und ähnliche Gräser frißt, haben die Backenzähne eine Breite gewonnen, die an den miozänen *Amphicyon* erinnert.

Damit kommen wir zu den mehr pflanzenfressenden Raubtieren. Am bekanntesten sind hier die Bären. Unser brauner Bär (s. Fig. 539) weist mit seinen stark entwickelten Molaren, mit dem geringen Reißzahn und den äußerst schwachen übrigen Prämolaren schon ein gutes Pflanzenfressergebiß auf, während sein nächster Verwandter, der fischfressende Eisbär, in der geringeren Breitenentwicklung der Molaren den Fleischfressercharakter in seinem Gebiß besser bewahrt hat. Noch mehr Pflanzenfressercharakter hatte das Gebiß des Höhlenbären, dessen vordere Prämolaren starke Neigung zum Ausfallen bekunden, so daß wir uns diesen Riesen wohl mehr als relativ harmlosen Pflanzenfresser denn als blutdürstiges Raubtier vorstellen dürfen. Das Extrem in dieser Richtung stellt der *Ailuropus* (s. Fig. 540) Hochtibets mit seinen mächtigen Molaren dar. Vielleicht nährt sich dieses Tier von den Pflanzen der Bambusdickichte, in denen es lebt. Seine nächsten Verwandten sind der ausgestorbene miozäne *Hyaenarctos* und der lebende Katzenbär oder Panda, der *Ailurus* (s. Fig. 541). Diese mögen dann zu den übrigen, gleichfalls für Pflanzennahrung ausgerüsteten Kleinbären, wie *Procyon* (s. Fig. 542) und *Nasua* (s. Fig. 543), überführen. Bei ihnen sehen wir, wie auch der Reißzahn durch Anlage von Höckern an der Innenseite zur Verbreiterung neigt. Gleichzeitig beobachten wir aber an den Molaren, wie die äußere und innere Hälfte, die bei den Caniden noch verschieden hoch waren, gleich hoch werden, so daß eine möglichst ebene Platte gebildet wird, die nur durch Falten und Runzeln rauh ist, um ein besseres Triturationsorgan zu bilden. Dasselbe ist im Reißzahn, dessen Spitzen die der übrigen Zähne nicht mehr überragen, mit Trigonid und dem sehr verbreiterten Talonid der Fall. Selbst der vorhergehende Prämolar beginnt schon ein Talonid auszubilden, während alle noch weiter vorne liegenden Prämolaren unten sowohl wie oben rudimentär werden. Dasselbe beobachten wir auch im Oberkiefer.

Wurden die Raubtiere mehr zu Fleischfressern, so ging dementsprechend der für Pflanzennahrung eingerichtete Teil des Gebisses zurück. Den ex-



tremsten Fall bilden die Katzen (s. Fig. 552) und Hyänen (s. Fig. 548). Im Unterkiefer ist bei ihnen dieser Teil vollständig verloren gegangen, nicht einmal der Talon des Reißzahns blieb übrig. Im Oberkiefer blieb zwar noch ein Molar erhalten, doch ist er dermaßen rudimentär geworden, daß er praktisch nicht mehr gebrauchsfähig ist. Dafür ist der Reißzahn des Oberkiefers, besonders sein Talon, eine lange schmale Klinge geworden, ebenso der vorhergehende Prämolare; dasselbe ist im Unterkiefer der Fall, so daß die beiden Kiefer der Katzen tatsächlich nur wie die Schneiden einer Schere wirken. Bei der Hyäne trat außerdem noch in Anpassung an das Zermalmen von Knochen Verstärkung der Zähne ein.

Auf dem Wege, ein reines Fleischfressergebiß zu erwerben, befand sich auch die Familie der Musteliden. Sie haben infolgedessen auch schon oben und unten den letzten Molaren verloren. Aber manche von ihnen wandten sich nun in diesem Stadium wieder einer mehr vegetabilischen Diät zu. Sie mußten dabei das benutzen, was vom Pflanzenfressergebiß noch übrig war, nämlich ihren letzten Molaren (den vorletzten des Canidengebisses), den wir denn auch bei unserem Marder (s. Fig. 544) ansehnlich entwickelt finden, und den Talon des unteren Reißzahns. Besonders weit in dieser Richtung sind die Dachse gegangen (s. Fig. 545). Der obere Reißzahn ist, wie auch die vorhergehenden Prämolaren, sehr kurz mit einer Anlage zur Verbreiterung. Der letzte Molar dagegen erinnert in seiner enormen Entwicklung fast an Ailuropus, und seine äußere und innere Hälfte sind fast gleich hoch. Auch der untere letzte Molar fällt durch starke Entwicklung auf. Besonders mächtig ist aber hier der Talon des unteren Reißzahns ausgebildet. Er übertrifft die vordere Hälfte des Zahnes an Größe, ist fast gleich hoch mit ihr geworden und hat vier Spitzen bekommen.

Eine gewisse oberflächliche Ähnlichkeit mit diesem Dachsgebiß hat das des Otters (s. Fig. 546) in der starken Entwicklung der Molaren und des Talonids des unteren Reißzahns. Bei näherer Betrachtung bemerken wir aber doch Unterschiede, der obere Reißzahn ist stärker verbreitert und alle Höcker sind flacher und stumpfer geworden. Hier liegt wieder eine Anpassung an eine andere Art der Nahrung vor. Neben Fischen verzehrt unser Otter auch Muscheln und Krebse, und diese hartschaligen Tiere werden eben dort zerbrochen, wo am meisten Kraft entfaltet werden kann, nämlich hinten in der Nähe des Unterkiefergelenkes. Die dort liegenden Teile des Gebisses sind somit zu starken Brechwerkzeugen geworden. Natürlich stammen die Ottern nicht von Dachsen ab, sondern von anderen Mardern, und wir finden hier beim Nörz, der nach seiner Nahrung auch Krebsotter heißt, schon den Anfang zu dieser Ausbildung des Gebisses. Weiter fortgeschritten als bei unserem Otter ist sie nach L ö n n b e r g s eingehenden Untersuchungen bei dem Kapotter, *Lutra capensis*, der vorwiegend von Mollusken lebt. In höchster Entwicklung treffen wir sie aber

bei dem Seeotter (s. Fig. 547), wo die Molaren breite gewellte Platten geworden sind und die Höcker darauf kaum noch zu erkennen sind. In der Deutung dieses Gebisses hilft uns aber wesentlich die Tatsache, daß es durch alle Übergänge mit dem Mustelidgebiß verbunden ist.

Die vereinfachten Zähne der Seesäugetiere werden später im Zusammenhang besprochen.

Bei den Huftieren hat sich die Endform der Backenzähne noch mehr von der Ausgangsform entfernt. Wir lernten schon bei den Raubtieren solche kennen mit einem ziemlich entwickelten Allesfressergebiß. Von einem solchen werden wir als primitivsten bei den rezenten Huftieren ausgehen. Es ist das der Schweine, das dem mancher Kleinbären sehr ähnlich ist, besonders das ihrer amerikanischen Unterfamilie der *Dicotylinae* (s. Fig. 550), deren Gebiß noch relativ wenig umgestaltet ist. Im Unterkiefer hat der vorderste Backenzahn — es ist dies der zweite Prämolare, da der erste verloren gegangen ist, wie *Nehring* dartat — noch die primitive trikonodonte Form. Der zweite gleicht dem unteren Reißzahn der Raubtiere; er ist schon tuberkulosektorial mit einem Trigonid und einem zweispitzigen Talonid. Dieser Zahn wächst rückwärts, wie der nächste zeigt, durch Zunahme des Talonids durch einen dritten Höcker. Im folgenden Zahn ist die erste Spitze des Trigons rudimentär geworden und die dritte Spitze des Talonids noch wenig ausgebildet. In der Hauptsache besteht dieser Zahn aus vier annähernd gleichstarken Spitzen. Dies ist ein sogenannter bunodonter Zahn und eine Grundform, von der aus die Zähne der Omnivoren und Herbivoren abzuleiten sind. Er findet sich in dieser Gestalt auch noch bei anderen Tieren, z. B. auch bei den Affen und Menschen.

Phylogenetisch geht dieser Umbildungsprozeß natürlich gerade umgekehrt vor sich wie in unserer Betrachtung. Er beginnt bei den Molaren und greift dann allmählich auf die Prämolaren über, so daß diese „molari-form“ werden. Daraus erklärt es sich dann, daß je weiter vorn ein Backenzahn liegt, er auch um so ursprünglicher ist.

Das ist die Ansicht, wie sie *Döderlein* vertritt, die aber merkwürdigerweise wenig Beachtung gefunden hat, trotzdem sie sich so schön an ein und demselben Objekt verfolgen läßt. Die Ursache davon lag wohl in der knappen Art der Darstellung, die sich mehr auf die Bilder beschränkte, als auf Worte stützte.

Die heute dagegen herrschende Ansicht ist eine andere, von *Cope* und *Osborn* ausgebildete. Sie geht vom Trituberkularzahn aus, der einen Talon mit einem Höcker, den Hypoconus, im Oberkiefer besaß. Durch Entwicklung von zwei Nebenhöckern, einem zwischen Protocon und Metacon, dem Metaconulus, und einem zwischen Protocon und Paracon, dem Protoconulus, wird er sechshöckrig. Trigon und Talon werden gleich hoch.

Diesen Zustand zeigt *Euprotogonia*, einer der ältesten Ungulaten. Seine



unteren Molaren sind dabei quadrituberkular. Durch Verlängerung der Zahnkrone und Verschiebung der Höcker kann es zur Unterdrückung von Hypocon kommen, an dessen Stelle der Metaconulus als hinterer Innenhöcker erscheint. Ebenso kann der Protoconulus schwinden, so daß der endgültige vierspitzige Zahn folgende Tuberkel enthält: Paraconus, Protoconus, Metaconus, Hypoconus und im Unterkiefer Protoconid, Paraconid, Hypoconid, Hypoconulid.

Dieser einfache vierspitzige Zahn kann durch Ausbildung zahlreicher sekundärer Zwischenhöcker sehr kompliziert werden, wie dies die Schweine zeigen. Er wächst, wie wir bei *Dicotyles* noch beobachten können, durch Zunahme am Hinterende des Talons. Indem er hier immer neue Höcker ansetzt und weitere Zwischenhöcker ausbildet, kann er schon bei den Schweinen die komplizierte Form erreichen, wie wir sie am letzten Backenzahn von *Phacochoerus* finden. Ordnen sich die Höcker in geraden parallelen Querreihen, so kommen wir bei den Rüsseltieren über Formen, wie sie *Moeritherium*, *Mastodon* und *Stegodon* zeigen, zum Elefanten, wie wir jetzt an der Hand paläontologischen Materials verfolgen wollen. Der älteste, bisher bekannte Proboscidier *Moeritherium* (s. Fig. 557) hatte noch ein bunodontes Gebiß mit deutlich getrennten vier Höckern auf den Molaren. Es waren wohl Tiere, die, wie etwa die Schweine, von Wurzeln, Früchten, überhaupt weicheeren Pflanzenteilen lebten. Aber bei einer Art, *Moeritherium trigonodon*, sind durch Sekundärhöcker zwischen den Haupthöckern schon Querjoche am letzten unteren Backenzahn angedeutet. Der jüngere oligozäne Proboscidier *Palaeomastodon* (s. Fig. 558) ist zwar noch bunodont, aber der letzte untere Backenzahn zeigt in der Anordnung der Haupthöcker mit dazwischentretenden Sekundärhöckern schon deutlichere Jochbildung. Auch ist der Talon entwickelter und schon der Anfang zu einem neuen Höcker ausgebildet. Noch weiter geht das miozäne *Mastodon* (*Tetrabelodon*) *angustidens* (Fig. 559), bei dem wir schon vier Paar Höcker und einen Anhang finden.

Im Mittelmiozän zeigt *Mastodon turicensis* bei gleicher Höckerpaarzahl wie *Tetrabelodon* durch Schwächerwerden der Haupthöcker und stärkere Ausbildung der Sekundärhöcker schon vier ausgebildete Querjoche. Durch glückliche Funde wissen wir, daß *Mastodon* Zweige und harte Blätter fraß, welche nicht mehr in gewöhnlicher Weise gekaut werden konnten, sondern durch Bewegung von vorne nach hinten zerrieben werden mußten, eine Kieferbewegung, welche die Erwerbung von Querjochen nötig machte. Ihre Zahl nimmt bei dem etwas jüngeren *Stegodon* (s. Fig. 560) zu. Durch Abnutzung der kleinen, in der Jugend noch vorhandenen Spitzen entstehen glatte Querjoche. Deren weitere Zunahme und die Ausfüllung der Quertäler mit Zement führt schließlich zum vollendeten Elefantenzahn, der nun eine prachtvolle Reibplatte darstellt. Aber auch hier macht sich eine weitere Spezia-

lisierung bemerkbar. Der afrikanische Elefant (*Loxodon*) nährt sich hauptsächlich von Zweigen. Zur Überwältigung dieser Nahrung gehört ein starkes Reibeisen. So hat der afrikanische Elefant wenig, aber breite Joche mit starker, über den Zement hervorragender Schmelzeinfassung (s. Fig. 562). Für *Euelephas* aber, der vorwiegend von Gräsern lebt, ist

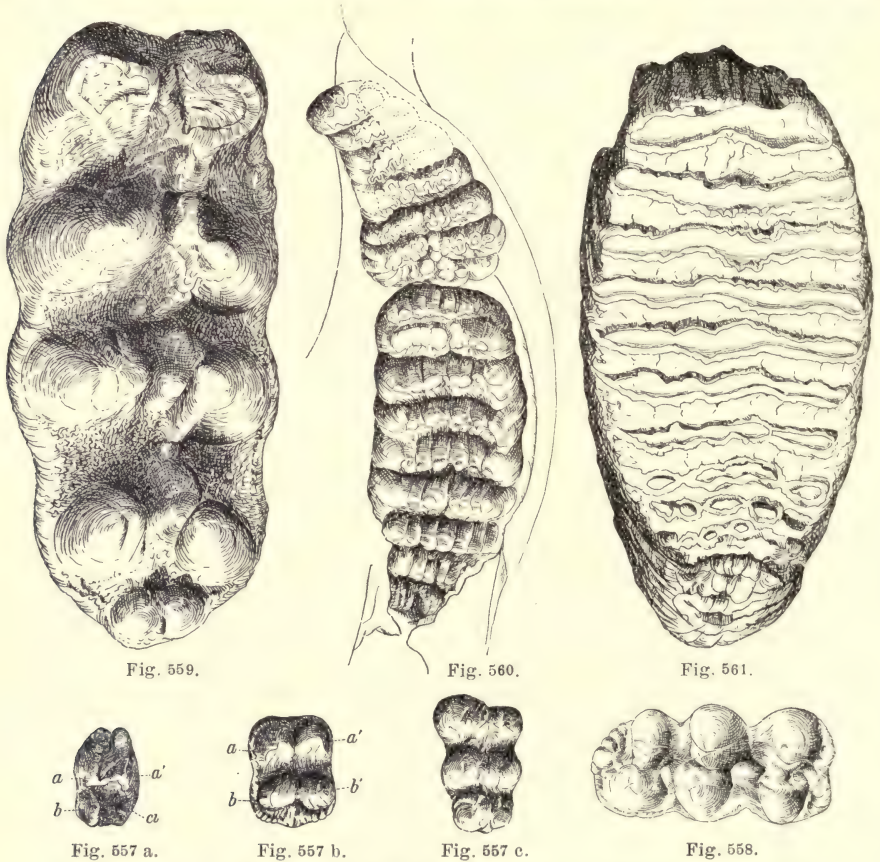


Fig. 557 bis 563. Figuren zur Phylogenie und Biologie der Elefantenzähne. (Orig.)  
 Fig. 557 Unterkieferzähne von *Moeritherium lyonsi* Andr. (Obereozän von Fayum). Fig. 557 a Deciduas II. Fig. 557 b Molar I. Fig. 557 c Molar III. Fig. 558 *Palaeomastodon beadnelli* Andr. (Oligozän von Fayum). Fig. 559 *Mastodon angustidens* Cuv. (Mittel- und Obermiozän). Fig. 560 *Stegodon* Airawana Martin (Grenze von Pliozän und Pleistozän).

eine feine Reibplatte nötig. Sein Zahn besteht denn auch aus vielen schmalen Jochen mit schwacher Schmelzeinfassung, die sich nur wenig über den Zement erhebt, wie wir dies am schönsten ausgebildet beim Mammut (s. Fig. 561) finden, während der heutige asiatische Elefant (Fig. 563) mit seiner weit stärker gerauhten Zahnoberfläche und den zur Senkrechten geneigten Lamellen eine Anpassung an weiche, saftige Pflanzenteile, wie Zuckerrohr, zeigt. Diese Betrachtung erklärt aber auch die Verbreitung von *Euelephas* und *Loxodon*; *Euelephas*, dessen haupt-



sächlichstes Verbreitungsgebiet die diluvialen Steppen Europas, Asiens und Nordamerikas (Mammut) war, konnte sich eben nur in einer Steppenlandschaft mit reichlicher Grasnahrung entwickeln und war, als er in Indien als *Euelephas hysudricus* zum ersten und einzigen Male nach Süden die großen Kettengebirge überschritt, schon fertig an Grasnahrung angepaßt.



Fig. 562.

Fig. 563.

Fig. 557 bis 563. Zur Phylogenie und Biologie der Elefantenzähne. (Orig.)

Fig. 561 *Elephas primigenius* Blumenbach (letzte Hälfte des Pleistozäns). Fig. 562 *Elephas* (*Loxodon*) *africanus* (rezent). Fig. 563 *Elephas* (*Euelephas*) *maximus* L. Die Striche neben Fig. 562 und Fig. 563 zeigen die Seitenansicht der Kaufläche. Alle Figuren  $\frac{1}{2}$  natürlicher Größe. Man beachte die Größenzunahme.

Nun teilte er sich in zwei Zweige, das dürre Steppengräser fressende Mammut und den saftige Pflanzenteile fressenden lebenden *Elephas maximus* und ausgestorbenen *Elephas trogontherii*. *Loxodon* dagegen, der nur in Europa über die Kettengebirge nach Norden hinausging, konnte sich nur in einem waldreichen Gebiet, wahrscheinlich in der Ostecke des Mittelmeeres, entwickeln. Und als im Verlauf der Eiszeit eine waldärmere Periode kam, mußte er sich in die Urwälder Afrikas zurückziehen.

Diese beschriebene Längenausdehnung des Zahnes wurde dann wohl auch

die Ursache des horizontalen Zahnwechsels der Elefanten, von deren sechs Backenzähnen immer nur einer im Gebrauch ist und je nach seiner Abnutzung von dem dahinterliegenden, der allmählich nach vorn rückt, ersetzt wird.

Ein ähnlicher horizontaler Zahnwechsel ist sonst nur noch bekannt von *Sirenia*, *Macropodiden* und in geringerer Ausbildung von *Phacochoerus* und *Procaviiden*.

Eine parallele Entwicklung mag aus einem langen, vielhöckrigen, bunodonten Zahn, wie wir ihn bei den Ratten (s. Fig. 555) finden, zu dem komplizierten Backenzahn von *Hydrochoerus* geführt haben (s. Fig. 556). Auch bei ihnen haben, wie beim Elefanten, die Joche eine zur Längsachse des Zahns annähernd senkrechte Richtung.

Diese zur Längsachse des Zahnes senkrechte Stellung der Leisten ist nur von Vorteil, wenn die Kaubewegung von vorn nach hinten geht. Geht sie jedoch seitlich, wie bei vielen *Artiodaktylen* (Wiederkäuern), so werden nach Möglichkeit ebenfalls zur Kaurichtung senkrechte Leisten entwickelt. Dies geschieht, indem die vier Höcker V-Form annehmen, deren Öffnung nach außen zeigt (bunolophodont). Dies zeigen die Zähne des Unterkiefers von *Procavia* (s. Fig. 551), während im Oberkiefer mehr durch Langziehen der Tuberkeln Leisten gebildet werden, die miteinander zu Jochen verschmelzen. Durch Abrundung der Ecken werden sie halbmondförmig (selenodont) und berühren sich schließlich.

Etwas anders sind die Vorgänge bei den *Perissodaktylen*, deren Kaurichtung von vorn nach hinten geht. Daher vereinigen sich bei den *Tapiren* die Hügel zu Querjochen, die Krone wird lophodont. Es wird daran ein Vorjoch und ein Nachjoch unterschieden mit dem vorderen Quertal zwischen beiden und dem hinteren hinter dem letzten. Dazu kommt bei den oberen Molaren noch eine Vereinigung der äußeren Tuberkel, ein Außenjoch. Die Querjoche können sich halbmondförmig krümmen, bis sie mit beiden Enden an das Außenjoch anstoßen. Sie werden so halbmondförmig und jeder Halbmond schließt ein Tal, eine „Marke“, ein wie bei den *Equiden* (Fig. 553).

Weitere Komplikation geschieht bei *Perissodaktylen* wie *Artiodaktylen* durch Fältelung der Joche, durch Ausbildung weiterer Höcker (*Styli*), denen hauptsächlich systematischer Wert zukommt. Feinere mechanische Ursachen werden dem auch zugrunde liegen, doch sind sie noch nicht erforscht.

Mit dieser Entwicklung Hand in Hand ging bei den grasfressenden Tieren eine Höhenzunahme der Krone (Fig. 564). Ursprünglich ist bei allen Tieren die Krone kurz und die Wurzel lang (brachyodonte Zahn), dann nimmt die Krone zu und die Wurzel ab (hypselodonte Zahn). Bei noch weiterer Entwicklung wird der prismatische Zahn der Pferde oder gar der immer wachsende wurzellose Backenzahn zahlreicher Nagetiere erreicht. Die Zunahme der Krone hängt natürlich mit der starken Inanspruch-



nahme des Gebisses durch Pflanzenkost und der daraus folgenden starken Abnutzung zusammen.

Die hier entwickelte Theorie stimmt für den Oberkiefer nicht ganz mit den ontogenetischen Befunden überein. Woodward, Taker, Tims u. a. haben bei verschiedenen Säugetiergruppen festgestellt, daß der Paraconus zuerst auftritt, er also dem primitiven Reptilienzahn entspräche. Und aus seinem Basalwulst, dem Cingulum, hätten sich die übrigen Höcker entwickelt. Von Osborn ist dagegen der Einwand gemacht, es habe eine ontogenetische Verschiebung der Entwicklung stattgefunden.

Vielleicht kommt Wings Auffassung den ontogenetischen Befunden mehr entgegen. Dieser Forscher sieht nicht, wie die Theorie, der wir folgten, in den Spitzen der Außenwand des Ungulatenzahns ganz junge sekundäre Gebilde. Nach ihm ist vielmehr der ursprüngliche trikonodonte Zahn mit seinen drei im Oberkiefer von vorn nach hinten als 1 2 3 bezeichneten Spitzen direkt zur Außenwand des Ungulatenzahnes geworden. Nach innen im Oberkiefer, im Unterkiefer nach außen von ihnen entstanden aus den mechanischen Ursachen der Anisodontie zwei Höcker, die als 4 und 5 bezeichnet werden. Diesen fünfspitzigen Zahn zeigen noch Didelphyiden, Dasyuriden, Insektivoren und Chiropteren. Er ist die Ausgangsform für weitere Änderungen. Durch Ausbreitung nach hinten kann ein Talon mit einer neuen sechsten Spitze, durch Wegfall eines Tuberkels ein quadrituberkulärer Zahn entstehen. Andere Veränderungen betreffen die Ausbildung und Schärfe der Spitzen. Treten sie durch Kämme miteinander in Verbindung, so geht je nachdem ein Zahn mit geraden queren Jochen daraus hervor, wie sie Tapirus und Elephas haben, oder durch Knickung und andere Verbindung das W-Muster der Wiederkäufer, Pferde usw.

Hand in Hand mit der Umgestaltung der Zahnkronen ging bei Nagern, Proboscidiern und Ungulaten eine andere Änderung. Der ursprünglich bunodonte Zahn hatte eine lange geschlossene Wurzel und niedrige, mit dickem Schmelz bedeckte Krone; er war brachyodont. Durch die mahlende Tätigkeit des Pflanzenfressergebisses wurde diese Krone stark abgenutzt. Dem wirkte ein immerwährendes oder wenigstens sehr langes Wachstum der Zähne entgegen. Die unten offene oder erst spät sich schließende Wurzel läßt eine lange Ernährung des Zahnes und damit ein Nachwachsen der abgeriebenen Zahnteile zu. Der Zahn wird hypselodont und schließlich, wenn die Wurzel ganz gegen die Krone zurücktritt, zum Säulenzahn. Dem-

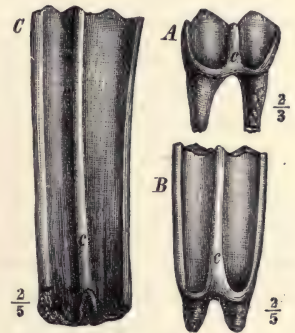


Fig. 564. *A* brachyodonte Zahn von *Anchitherium*; *B* hypselodonte Zahn von *Hippotherium*; *C* stark hypselodonte (prismatische) Zahn von *Equus*; *c* Kante auf der Außenseite des Zahnes. (Nach Döderlein.)

entsprechend werden auch die einzelnen Höcker zu Säulen oder vertikal verlängerten Bändern. Dazwischen lagert sich Zement ab, der sich schneller als der Schmelz abnutzt, da er weicher ist; so wird die Oberfläche des Zahnes ein rauheres Reibeisen, in dem der Schmelz mannigfache, systematisch wichtige Muster erzeugt.

Alle die bisher besprochenen Theorien bewegten sich im wesentlichen in einer Richtung, indem sie selbst die kompliziertesten Zähne als Folge mechanischer Einwirkung aus einfachen sich differenzieren ließen; deshalb werden sie als Differenzierungstheorien bezeichnet. Ihnen steht eine andere ältere gegenüber, die sogenannte Konkreszenztheorie, welche von Embryologen, neuerdings besonders von K ü k e n t h a l, R ö s e u. a., wieder aufgenommen ist. Sie nimmt an, daß die komplizierten Zähne der Säuger aus Verwachsung mehrerer Reptilienzähne entstanden sind. „Die Umwandlung der Reptilienzähne in Säugetierzähne geschieht in der Weise, daß bei der eintretenden Kieferverkürzung die Zahnkeime der einspitzigen Reptilienzähne mehr und mehr aneinander rücken und zu mehrspitzigen Zähnen, den ursprünglichen Backenzähnen der ersten Säugetiere, gruppenweise verschmelzen“ (K ü k e n t h a l). Es ist hierbei nun wohl kaum daran zu denken, daß im definitiven Säugetierzahn jede einzelne Spitze auch einem Reptilienzahn entspricht, wie dies R ö s e einmal wollte, zumal er ja auch selbst diese Ansicht geändert hat.

Als Unterstützung für die Konkreszenztheorie gelten einmal Zahnverschmelzungen, wie sie S c h w a l b e beim Menschen und K ü k e n t h a l beim Seehund gefunden hatten, und dann der scheinbare Zerfall eines Säugerzahnes in einzelne Teile. Das letztere glaubte K ü k e n t h a l bei Bartenwalen beobachtet zu haben. Er fand nämlich bei jüngeren Embryonen eine kleinere Zahl zusammengesetzter, bei älteren eine größere Zahl einfacher Kegelzähne. Dies glaubte er so deuten zu müssen, als ob die zusammengesetzten Zähne bei der Weiterentwicklung in zahlreichere einfachere zerfallen wären.

Eine weitere Stütze sehen die Anhänger dieser Ansicht im Auftreten der verschiedenen Reste alter Dentitionen. Diese, die einwärts und auswärts von den definitiven Zähnen liegen, sollten mit ihnen in Verbindung treten, derart, daß sie ihre äußere bzw. innere Wand bildeten und so zu ihrer Verbreiterung beitrügen (A d l o f f).

Gegen diese Theorie sind verschiedene Einwände erhoben. So hat T i m s unter anderem darauf aufmerksam gemacht, daß sie das zeitlich verschiedene Erscheinen der einzelnen Spitzen und die Konstanz ihrer Reihenfolge während des ontogenetischen Entstehens nicht erklären könne. Kürzlich hat auch D e p e n d o r f, früher selbst Anhänger der Konkreszenztheorie, wichtige Bedenken dagegen erhoben.

Er meint, die embryologischen Bilder können nicht beweisen, daß man



einen Verschmelzungsprozeß beobachtet habe, abgesehen von einigen abnormen gelegentlichen Fällen, sondern es könne ein Ablösen nach ursprünglich gemeinsamer Anlage, also ein Trennungsvorgang, vorliegen. Es handle sich dabei immer um regressive Vorgänge, und diese Beobachtungen würden nur dort gemacht, wo in irgendeiner Weise Reduktion tätig sei. Nun sei das Gebiß der Säugetiere durch Ausfall von Zähnen entstanden, deren Zahnanlagen aber noch vorhanden sind. Diese können jedoch nicht zur



Fig. 565.



Fig. 566.

Fig. 565 Schädel und Fig. 566 Unterkiefer von Zeuglodon osiris Dames.  
(Nach v. Stromer.)

Entwicklung kommen, weil das dazu nötige Material gewissermaßen zum Aufbau der besser und kräftiger als im Urgebiß entwickelten definitiven Säugerzähne verwendet werde. Bei deren Reduktion jedoch werde dieses Material gewissermaßen wieder frei und könne den bisher verkümmerten Zahnanlagen zugute kommen, so daß diese auch wieder einfache Zähne würden. So sollen sich die Vorgänge bei den Walen mit ihren zahlreichen einfachen Zähnen als Reduktionsvorgänge erklären. „Die regressive Entwicklung der Zahnkeime des Säugers gibt der Zahnleiste das Vermögen, in einen

solchen Zustand überzugehen, wie er zu Zeiten der Reptilien und Amphibien bestanden hat.“

Im vorhergehenden war schon öfter von den einfachen kegelförmigen Zähnen der Zahnwale die Rede. Im Wasser ist natürlich ein Kauen kaum auszuführen. Deshalb ging auch der ganze Kauapparat zurück, mitsamt den Muskeln, dem Unterkiefergelenk und dem Unterkieferkörper, der

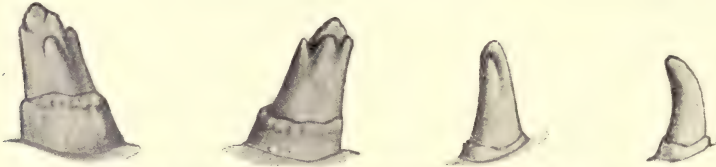


Fig. 567. Zähne eines jungen *Delphinapterus leucas*. (Nach Lönnberg.)

niedrig wurde. Das Gebiß wurde vereinfacht und nur noch zum Greifen und Festhalten der Nahrung benutzt. Die Gleichartigkeit ihrer Verwendung brachte auch wieder eine gleiche Form hervor, das Gebiß wurde wieder homodont.

Die Vereinfachung führte bei den Seehunden zu einem Gebiß, dessen dreispitzige Molaren sekundär wieder trikonodont wurden. Noch weiter ging die Vereinfachung bei den Zahnwalen, wo sie kegelförmige Gestalt

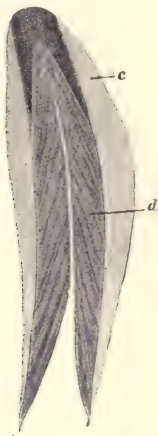


Fig. 568. Längsschnitt durch den etwas angekauften Zahn eines jungen *Delphinapterus leucas*. (Nach Lönnberg.)  
c Zement; d Dentin.

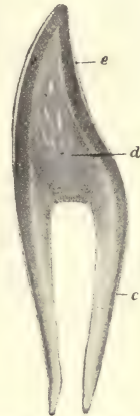


Fig. 569. Längsschnitt durch den Zahn von *Delphinus delphis*. (Nach Lönnberg.)  
e Schmelz; d Dentin; c Zement.

annahmen, sich dafür aber ungeheuer vermehrten (bis zu 250 Zähnen bei *Prodelphinus longirostris*), also dem alten Reptiliengebiß wieder gleich wurden. Daß dies aber nichts Primäres, sondern erst etwas sekundär Erworbenes ist, lehrt uns das heterodonte Gebiß der Urwale mit seinen mehrspitzigen Molaren (s. Fig. 565).

Aber auch eine genaue Untersuchung des Gebisses des Weißwales läßt



diesen phylogenetischen Vorgang noch heute ontogenetisch erkennen, wie True und dann besonders Lönnberg zeigten. Bei ganz jungen Weißwalen nämlich zeigen die Zähne akzessorische Spitzen. Bei den vorderen Zähnen sind es meist zwei, die mit der Hauptspitze in einer Reihe liegen, bei den hinteren noch mehr, die sehr, wie Fig. 567 zeigt, an die Squalodonten erinnern.

Interessanterweise konnte Lönnberg eine verschiedene Entwicklungsrichtung bei den Zähnen der Zahnwale feststellen. Bei *Delphinapterus* (s. Fig. 565) und *Physeter* ist die Pulpahöhle klein, das Dentin mächtig entwickelt und an der Wurzel mit sehr dicker Zementschicht bedeckt, die Spitze dagegen mit einer außerordentlich dünnen Schmelzschicht bekleidet, so daß sie sich im Alter abnutzt. Bei den Delphiniden (s. Fig. 566) ist die Pulpahöhle groß, die Schmelzschicht stark, so daß keine Abnutzung stattfindet. Nun sind zwar die Weißwale primitiver als die Delphine. Die letzteren können aber doch nicht weißwalähnliche Formen unter ihren

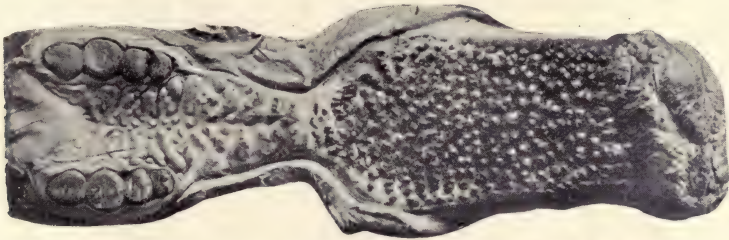


Fig. 570. Flächenansicht des Gaumens eines Dugongs. (Nach Freund.)  
Die Kieferknickung künstlich ausgeglichen.

Vorvätern gehabt haben. Andererseits sind die übrigen Differenzen zwischen Weißwal und Kachelot so erheblich, daß die gleiche Zahnbildung als Konvergenz, nicht als Zeichen einer näheren Verwandtschaft aufgefaßt werden muß.

Die Rückbildung des Gebisses führte dann zum Schwinden der Zähne. Sie werden schon im Oberkiefer von *Kogia* spärlich, und schwinden dort bei *Physeter* alle. Bei *Mesoplodon* erhält sich nur ein allerdings mächtig entwickelter Zahn im Unterkiefer, bei *Ziphius* liegen zwei an der Spitze des Unterkiefers, bei *Monodon* im Oberkiefer, von denen sich einer mächtig entwickelt, und bei den Bartenwalen schwanden schließlich alle Zähne.

Interessant sind hier die Sirenia. Bei ihnen ist der vordere Teil des Gebisses rückgebildet. Aber die Pflanzennahrung machte offenbar eine besonders sorgfältige Zerkleinerung nötig. So bildete sich im vorderen Teile des Maules oben und unten je eine harte, mit Zapfen und Fasern besetzte Hornplatte (s. Fig. 570), um die Pflanzenkost zu bewältigen.

Reduktionserscheinungen des Gebisses kommen auch bei Landtieren vor. Besonders im Gebiß der Edentaten, wo die Zähne eigentümliche Zementprismen bilden, denen die Schmelzbedeckung fehlt. Auch hier ist Homoiodontie eingetreten, wenn nicht das Gebiß ganz rückgebildet ist wie bei den Pholidota und Myrmecophaga. Hier hängt das Schwinden des Gebisses wohl mit der Insektennahrung zusammen. Finden wir es doch auch bei anderen Insektenfressern, die aber nicht zu den Insektivoren gehören, wie beim Ameisenigel, wo Zähne vollständig fehlen, und Proteles, wo sie stark rückgebildet sind. Andererseits zeigt sich bei Insektennahrung Neigung zur Vermehrung der Zähne; dies ist bei Otocyon der Fall und bei Myrmecobius, der mit seiner Zahnformel:

$$\frac{4 \quad . \quad 1 \quad . \quad 8}{3-4 \quad . \quad 1 \quad . \quad 8-9}$$

die meisten Zähne unter den rezenten Landsäugethoren besitzt.

Eigentümlich ist die Hornbekleidung des Schnabels des von kleinen Wassertieren lebenden Ornithorhynchus, der aber eigenartige, an ausgestorbene mesozoische Säuger, die Multituberculata, erinnernde Zähne

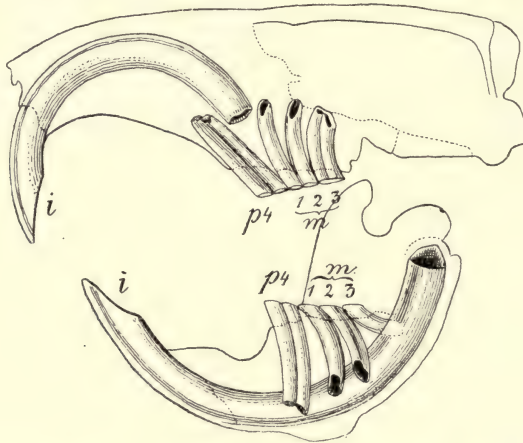


Fig. 571. Schädel von *Geomys*, um die Lage der Zähne zu zeigen. (Nach Bailey aus Weber.)  
*m* Molaren; *p* Prämolare; *i* Inzisiven, wovon der untere durch den ganzen Unterkieferkörper hindurchgeht.

vorausgehen. Sie funktionieren, bis das Tier etwa ein Drittel seiner Größe erreicht hat.

Wir haben bisher nur die Backenzähne besprochen und den vorderen Teil des Gebisses nicht oder wenig berücksichtigt. Dieser Teil erlitt auch viel geringere Umbildung. Die Eckzähne dienten hauptsächlich als Waffe und werden daher an dem betreffenden Platz eingehender besprochen. Gelegentlich traten sie daneben auch in den Dienst der Nahrungsgewinnung. Dies ist z. B. der Fall bei dem Walroß, das mit seinen stark verlängerten



Eckzähnen den Schlamm nach Muscheln durchwühlt. Auch dem Schwein dienen sie bei seiner Wühlarbeit. In den Dienst der Nahrungsaufnahme traten sie auch, wo, wie bei vielen Huftieren, andere Waffen, wie Hörner und Geweihe, entwickelt wurden. In diesem Falle sind die oberen Eckzähne zurückgebildet, die unteren aber stellten sich mit den Schneidezähnen in eine Reihe und erhielten deren Form. Dasselbe ist im Unterkiefer der Lemuren (s. Fig. 572) der Fall, wo dann der vorderste Prämolare caniniform wurde. Hier liegt denn auch natürlich der Zahn, den man bei oberflächlicher Betrachtung für den unteren Eckzahn halten würde, hinter dem oberen Caninus, statt wie sonst vor ihm.

Die Schneidezähne dienen, wie schon ihr Name sagt, zum Abschneiden der Nahrung. Dementsprechend sind sie, da von geringer Bedeutung, klein bei



Fig. 572. Vorderende der Mandibula von Lemur macaco. (Nach Weber.)  
I Inzisiven; C Caninus; P Prämolare.



Fig. 573. Die sechs unteren Frontzähne von Galeopithecus.  
(Nach Blainville aus de Terra.)

Fleischfressern, groß bei Pflanzenfressern. Ihre Form ist in Anpassung an diesen Zweck ziemlich einförmig, schaufel- oder meißelförmig. Nur bei den Kamelen sind die allein noch vorhandenen äußeren oben caniniform geworden. Bei Hippopotamus haben sie eine kegelförmige Gestalt, sind sehr lang und dienen wohl zum Ausgraben von Wurzeln im Schlamm. Fehlen die oberen ganz, wie bei den Wiederkäuern, so sind sie durch ein elastisch-zähes Kissen ersetzt.

Bei starker Inanspruchnahme, wie es die Nagetätigkeit mit sich brachte, wachsen sie, entsprechend der starken Abnutzung, dauernd nach. Der besseren Befestigung halber werden sie oft sehr lang und erstrecken sich durch den ganzen Kiefer (s. Fig. 571). Sind sie nur vorn mit Schmelz bedeckt, so nutzt sich die Hinterseite schneller ab als die vordere, so daß sie beständig scharf bleiben. Solche Zähne sind unabhängig in mehreren Säugetierordnungen erworben worden; abgesehen von den nach ihnen benannten Nagetieren, finden sie sich bei Phascologomys unter den Beuteltieren, unter den Huftieren bei Procaviidea und Toxodontia und bei Chiromys unter den Halbaffen. Letzterem dienen sie aber weniger zum Nagen als zum Beißen von Löchern, um weiche Fruchtteile innerhalb der Schale, um das Mark innerhalb des Rohres, um der Insekten unterhalb der Rinde habhaft zu werden. Dementsprechend ist die Schneide auch nicht

glatt zugeschräfft, wie bei einem Meißel, sondern sie ist eingekerbt, so daß hier die Schneidezähne eher Zangen darstellen.

Außer der gewöhnlichen Form finden sich noch andere, dreispitzige, bei den Caniden oder im Milchgebiß von *Rhynchocyon*. Bei den Fledermäusen sind die Milchinzisiven hakenförmig mit zwei nach hintengekrümmten Spitzen. Bei *Galeopithecus* (s. Fig. 573) sind sie eigenartig kammförmig gelappt und sind wohl ein Reinigungsapparat für den Pelz geworden. Bei den Pferden haben sie sich gewissermaßen nach hinten eingerollt und schließen nun eine

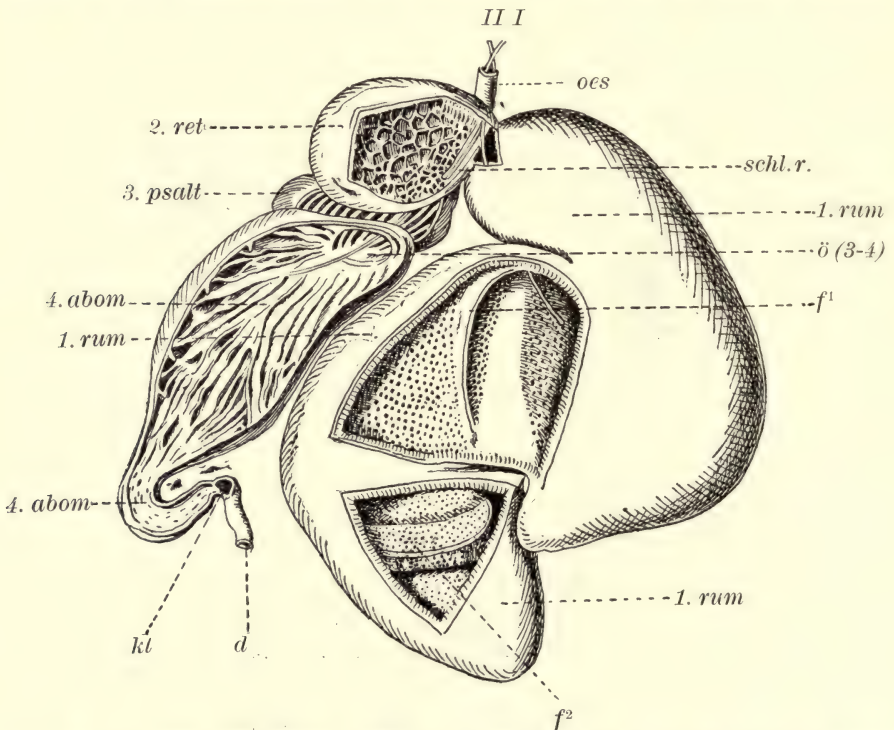


Fig. 574. *Ovis aries* (Schaf). (Nach Carus und Otto aus Schimkewitsch.)

Magen: 4. *abom.* Abomasus (Labmagen); *d* Darm; *f1, f2* zwei Falten, welche das Rumen in drei Abteilungen teilen; *kl* Pfortnerklappe (Valvula pylorica); *ö* (3-4) Öffnung, welche aus dem 3. in den 4. Magen führt; *oes.* Ösophagus; 3. *psalt.* Blättermagen (Psalterium); 2. *ret.* Netzmagen (Reticulum); 1. *rum.* Pansen (Rumen); *schl. r.* Schlundrinne. Die Sonde I bezeichnet den Weg der ungekauften, die Sonde II den der wiedergekauften Nahrung.

Zementinsel ein, die „Marke“, aus deren Form das Alter des Pferdes erkannt werden kann.

**Magen.** Auch der Magen zeigt eine gewisse Anpassung an die Diät. Bei Fleisch- und Insektenfressern ist er einfach, kann aber bei Pflanzenfressern im Einklang mit der schwerer verdaulichen Nahrung sehr kompliziert werden. Dies zeigt sich schon in bescheidener Weise bei den Känguruhs unter den Beuteltieren.

Der einfache retortenförmige Magen bildet bei der Komplizierung mehrere



Abteilungen. Am weitesten fortgeschritten darin ist der Wiederkäuermagen (s. Fig. 574), wo wir vier Abteilungen unterscheiden können. Es sind dies der Reihe nach: 1. der Pansen oder Rumen, dessen Innenfläche mit harten Warzen bedeckt ist; 2. der Netzmagen oder Retikulum, welcher seinen Namen von der netzartig alveolären Einteilung seiner Wand hat; 3. der Blättermagen, Psalterium oder Omasus, dessen Wand mit einem System von Längsfalten ähnlich den Blättern eines Buches bekleidet ist. Diesen drei Teilen fehlen Drüsen, sie gehören also dem ösophagealen Teil des Magens an, ihr Epithel ist mehrschichtig, teilweise verhornt. Dem

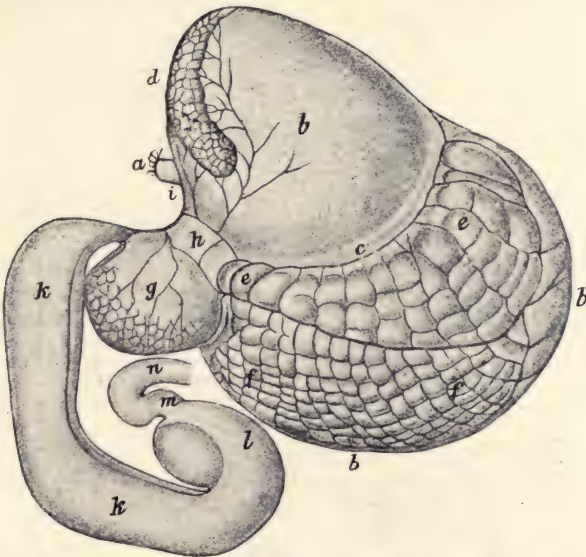


Fig. 575. *Anchenia lama*. Magen eines 6 Monate alten Tieres.  
(Nach Carus und Otto aus Schimkewitsch.)

*a* Ösophagus; *b* Pansen mit einer Einschnürung *c* und den Alveolen *d*, *e*, *f*; *g* Netzmagen; *h* seine Verbindung mit dem Pansen *k*, *k*; *l* Abomasus; *m* Pylorus; *n* Darm.

kardialen Teil des Magens dagegen gehört der vierte und letzte Abschnitt an, der Labmagen, Drüsenmagen oder Abomasus.

Was die Resorptionsverhältnisse dieser Teile anbelangt, so besitzt der Blättermagen eine große Resorptionsfähigkeit für Wasser- und Zuckerlösungen, während die des Labmagens und Netzmagens für Wasser gering ist. Diese beiden Abschnitte können auch den Zucker nicht resorbieren, sondern er wird in ihnen durch im Heu enthaltene Fermente und Mikroorganismen zersetzt. Wie denn überhaupt das Futter im Pansen unter dem Einflusse von Wärme und Feuchtigkeit einer Mazeration unterworfen wird und einer Art Gärung unterliegt.

Vom Ösophagus führt eine durch zwei Leisten gebildete Rinne, die Schlundrinne, durch den Netzmagen zu den beiden folgenden Abschnitten. Die vom Schlund kommende Nahrung drückt durch ihr Gewicht die beiden

Teile dieser Rinne auseinander und gelangt in den Pansen. Von hier gelangt sie durch peristaltische Bewegungen in den Netzmagen und weiter durch einen dem Erbrechen ähnlichen Prozeß wieder in den Mund, wo sie zerkleinert und ordentlich eingespeichelt wird. Die so zubereitete breiig-flüssige Nahrung fließt nun durch die Schlundrinne, deren Ränder fest aneinandergelegt werden können, in das Psalterium oder, wenn dieses fehlt, in den Labmagen.

Die Einleitung zum Wiederkäuen ist ein willkürlicher Akt. Durch Reize, die vom Großhirn ausgehen, kann das Zwerchfell willkürlich komprimiert

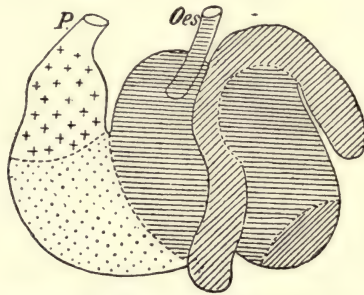


Fig. 576. Magen von *Dicotyles torquatus*. (Nach Edelmann aus Schimkewitsch.) Die ösophageale Region ist horizontal schraffiert, die beiden Regionen der Kardiadrüsen sind schief schraffiert, die Fundusdrüsenregion ist punktiert. Die Pylorusdrüsenregion ist durch Kreuzchen bezeichnet. *Oes* Ösophagus; *P* Pylorus.

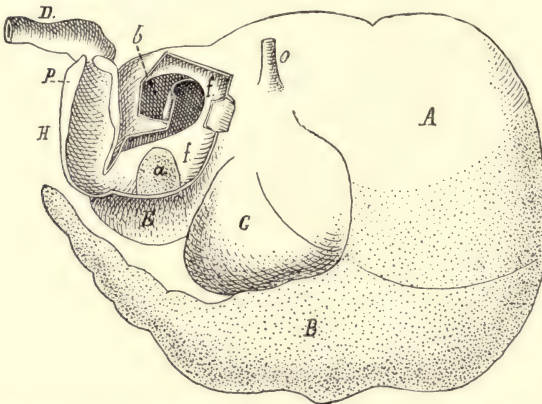


Fig. 577. Magen von *Bradypus tridactylus* von der Dorsalfläche nur mit umgelegtem pylorialis Teil *p*; *D* Duodenum; *o* Ösophagus. (Nach Weber.)

werden, dadurch wird ein Druck auf Pansen und Netzmagen ausgeübt. Hierdurch und durch gleichzeitige Kontraktion des Pansen wird die Nahrung in das Maul befördert, ohne daß die Speiseröhre etwa rückläufige Kontraktionen ausführt.

Dieser zweite Teil, ebenso die Auslösung des Wiederkäuens und Abschluckens, sind keine willkürlichen Akte mehr, sondern rein reflektorisch.



Der Vorteil, den diese Einrichtung, welche Aufnahme und Zerkleinern der Nahrung zu verschiedenen Zeiten erlaubt, für Tiere bedeutet, die ihre Nahrung wegen der schweren Verdaulichkeit so sorgsam kauen müssen, wie Pflanzenfresser, ist einleuchtend, ganz abgesehen von der besseren Ausnutzung infolge des Mazeration- und Gärungsprozesses.

Bei den Traguliden, den primitivsten Wiederkäuern, fehlt der Blättermagen. Sie schließen sich darin dem noch einfacheren der Nilpferde und Pekaris an, welche aber schon drei Abteilungen besitzen. Bei *Sus* hat der Magen nur einen linkseitigen Anhang und bei den übrigen Schweinen (s. Fig. 576) ist eine Teilung nur an der inneren Magenwand ausgesprochen, außen

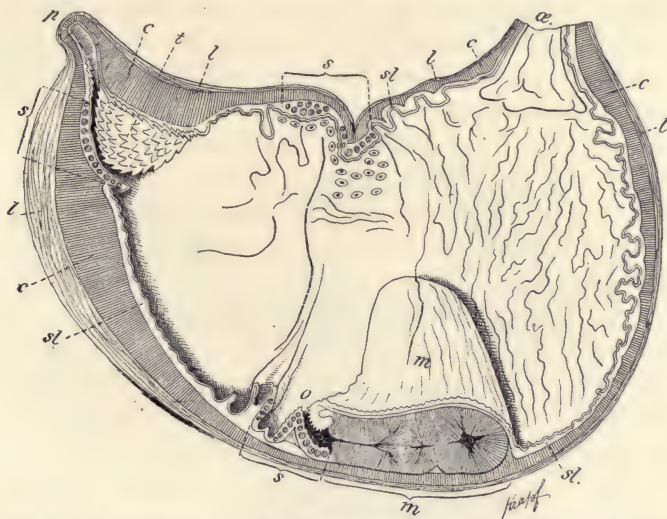


Fig. 578. Die rechte Hälfte des in der Medianebene geöffneten Magens von *Manis javanica*. (Nach Weber.)

*a* Ösophagus; *p* Übergang des Pylorus in das Duodenum; *l* longitudinale Muskelschicht; *c* zirkuläre Muskelschicht, die in ihrem Verlauf einigermaßen schematisch dargestellt ist; *sl* verhornte Schleimhaut, im kardialen Abschnitt stark gefaltet; *s* kugelige Schleimdrüsen, die an der kleinen Krümmung durch deutliche Öffnungen ausmünden; *m* die große Magendrüse; *t* verhorntes Triturationsorgan am Pylorus.

jedoch nicht angedeutet; dasselbe ist bei den Perissodaktylen der Fall.

Der Magen der Kamele (s. Fig. 575) unterscheidet sich, abgesehen von den S. 600 schon erwähnten Wasserzellen im Pansen, von dem aller übrigen Wiederkäuer dadurch, daß der Pansen und Netzmagen Drüsen enthalten. Vielleicht steht er dem Magen der Pekaris näher, bei denen das auch der Fall ist, und bei denen sich auch Anlagen von Alveolen im Pansen finden.

Beinahe noch komplizierter ist der Magen des blätterfressenden *Bradypus* (s. Fig. 577). Aus dem Ösophagus kommt hier die Speise in eine mit verhorntem Epithel bekleidete Erweiterung, gelangt von hier in einen mit Drüsen erfüllten Blindsack, wo sie mazeriert wird, und von hier durch

zwei weitere Aussackungen in den eigentlichen Magen. Dieser besteht aus zwei Abteilungen, von denen die hintere starke Muskulatur und eine dicke Lage verhornten Epithels besitzt, also wohl ein Triturationsorgan darstellt. Durch eine vom Ösophagus kommende Falte, die bis zum Anfang des hinteren Magenabschnittes reicht, können beide Teile des Magens gegeneinander abgeschlossen werden. Diese Falte hat also nichts mit der Schlundrinne der Wiederkäuer zu tun. Sie bildet an ihrem hinteren Ende eine muskulöse Platte, die einer ebensolchen Einfaltung des Magens gegenüberliegt.

Auch die blätterfressenden Affen haben einen in mehreren Abteilungen geteilten Magen, wogegen der der Allesfressenden einfach ist.

Einen komplizierten Bau hat auch der Magen von *Manatus*. Der Cardiamagen hat einen akzessorischen Blindsack mit Drüsen, ebenso hat der Pylorusmagen jederseits einen blindsackartigen Anhang.

Auch bei den Cetaceen zeigt der Magen verschiedene Abteilungen. Die erste davon ist eine drüsenlose Ausstülpung des Ösophagus. Ihre dicken Muskelwände und ihr verhorntes Epithel lassen sie als ein Mazerationsorgan erscheinen, das an Stelle der fehlenden Kaubewegung die Zerkleinerung der Nahrung übernommen hat.

Ein ähnliches Triturationsorgan bildet auch der mit einer unmäßig dicken Wand umkleidete Magen der zahnlosen Myrmecophagiden. Bei den gleichfalls zahnlosen *Pholidota* (s. Fig. 573) ist der Magen einheitlich gebaut. Sein ösophagealer Teil ist mit einem verhornten Pflasterepithel bekleidet. Hier werden die Ameisen und Termiten mit Hilfe von Sand und kleinen Steinchen zerrieben. Dann werden sie in der Mitte des Magens, die allein Drüsen enthält, mit Magensaft durchtränkt. Im pylorialischen Teil des Magens hat das verhornte Epithel Zähnnchen. Ihm gegenüber liegt ein mit Hornzähnen reichlich besetztes Organ, das durch Muskeln bewegt werden kann. Somit stellt der pyloriale Teil des Magens wieder ein Triturationsorgan dar. Er erinnert mit seinem verhornten Epithel, seinen Drüsen, die nur in der Mitte liegen und seinem Triturationsorgan am Pylorus an den Magen der Faultiere, abgesehen natürlich davon, daß dieser gekammert ist. Auf jeden Fall ist es klar, daß bei allen diesen Tieren der Magen das fehlende oder mangelhaft ausgebildete Gebiß ersetzt hat.

Weniger einleuchtend ist es, warum bei den Muriden die erste Abteilung des zweigeteilten Magens eine Hornschicht trägt, welche bei den Arvicolen so ausgedehnt ist, daß die Drüsen auf einen ganz schmalen Raum eingeeengt sind. Auch die Bedeutung des dornartig bis zu zwei Dritteln der Darmlänge ausgedehnten pylorialischen Magenblindsackes der blutsaugenden Fledermaus *Desmodus* ist unklar.

Auch im Bau des Darmes ist vielleicht, wenn auch weniger scharf hervortretend, eine Anpassung an die Nahrung zu erkennen. Wenigstens



hat Tullberg bei Nagetieren einige Feststellungen gemacht, die mit Lönnerbergs Befunden bei Reptilien (vgl. S. 254) übereinstimmen. Danach dienen Dünndarm und Dickdarm besonders zur Verdauung und Resorption von zellulosehaltigen Stoffen und sind deshalb, je mehr ein Tier von solcher Nahrung lebt, um so stärker entwickelt. Umgekehrt kann es beim Fehlen solcher Nahrung zur Reduktion dieser Darmteile kommen, beim Blinddarm sogar zu dessen völligem Schwunde. Ist dieser einmal eingetreten und wird dann zur Ernährung mit zellulosehaltigen Stoffen übergegangen, so muß ein Ersatz eintreten, wie es beim Faultier durch Komplizierung des Magens geschehen ist.

## 2. Waffen- und Schutzeinrichtungen.

Eine ähnliche Schutzeinrichtung, wie das Herdenleben bei Tieren derselben Art, stellen auch die Anhäufungen von Tieren verschiedener Art



Fig. 579. *Galeopithecus volans* schlafend.

dar, von denen uns Schillings, Berger u. a. berichteten. In Afrika weiden Zebras, Antilopen, Giraffen, Gnus durcheinander, sogar Strauße werden in diesen Herden gefunden.

Hierhin gehört auch, daß Wiederkäuer von Vögeln sich die lästigen

Hautparasiten absuchen lassen. So sind z. B. die Büffel oder Rhinocerosse stets von Kuhreihern und Madenhackern begleitet. Nebenbei mögen diese Tiere gelegentlich durch unruhiges Geschrei und Auffliegen ihre Wirte auch mal vor Gefahr warnen. Und wenn es richtig ist, was Berger vermutet, daß die Geier den Schakalen den Weg zum Aas weisen, so mag diese allerdings unfreiwillige Führung hier noch Platz finden. Auch folgen manchmal kleinere Raubtiere größeren, um an deren Beute teilzuhaben. So be-



Fig. 580. Fliegender Fuchs (*Pteropus edulis* Geoffr.) in Ruhestellung.

richtet Przewalski, daß in der Nähe des *Ursus lagomyarius*, wenn er Murmeliere und Pfeifhasen ausgräbt, stets Füchse (*Vulpes ferilatus*) warten, um die dem Bären etwa entschlüpfenden Tiere zu fangen.

Sonst kommen symbiotische Erscheinungen bei Säugetieren nicht vor, wenn man nicht das Vorkommen von Algen hierher rechnen will, welche in den Zellen der Haare der Faultiere ihren Wohnsitz aufgeschlagen haben. Es sind zwei Arten, die grüne *Trichophilus welckeri* A. Web. und das blaue



*Cyanoderma bradypyi* A. Web. bei Bradypodiden und zwei Arten *Trichophilus spec.* und *Cyanoderma choloepi* A. Web. bei *Choloepus* beschrieben worden. Soeben ist ein fernerer Pilz in den Haaren von *Zaglossus* durch Toldt gefunden. Auch daß eine Motte den Pelz der Faultiere bewohnt, mag hierher gerechnet werden.

Von diesen wenigen Beispielen abgesehen, ist das Verhältnis der Säugetiere zu den anderen Lebewesen entweder derart, daß sie sie fressen oder ihnen zur Nahrung dienen.

Zur Verteidigung finden wir auch hier wieder Schutzstellungen. Das Ducken des Hasen kann schon als solche bezeichnet werden. Vor allem aber muß hierbei der Körperhaltung des *Galeopithecus* (s. Fig. 579), der fliegenden Hunde (s. Fig. 580) usw. beim Schlafen gedacht werden. Daß die Tiere an den Zweigen hängen, ist gewiß eine Schutteinrichtung, die sie für vierfüßige, auf den Zweigen laufende Raubtiere oder von oben stoßende Raubvögel schwerer ergreifbar macht. Daß die fliegenden Hunde dabei uns Menschen an Früchte erinnern, liegt in der ganzen Körperform, hat aber mit Mimikry, als welche sie gern erklärt wird, nichts zu tun. Diese Tiere suchen sich durchaus nicht etwa ausschließlich Bäume zum Ruhen aus, welche ihnen gleichende Früchte tragen. Und die Faultiere, welche dieselbe Haltung unter den Ästen, wohl auch des Schutzes wegen, erwarben, ahmen sicher keine Frucht nach. Eine schützende Nachahmung hat man auch aus der eichhörnchenähnlichen Gestalt der zu den Insektenfressern gehörigen Tupajiden konstruieren wollen, indem es einem langsameren Tiere von Nutzen sein könnte, einem schnelleren und daher schwerer zu fangenden zu gleichen. Ich glaube zur Charakterisierung dieser Ansicht kein Wort sagen zu brauchen, möchte aber doch noch hinzufügen, daß es auf Borneo und Sumatra ein Eichhörnchen gibt, das umgekehrt wieder *Tupaia* aufs genaueste gleicht. Was sollte wohl nun diese umgekehrte Mimikry für einen Zweck haben?

Vielfach spielen Krallen zur Verteidigung eine Rolle. Damit sie sich nicht unnötig beim Laufen abnützen, werden durch elastische Bänder, welche dorsal an den letzten Zehngliedern angreifen, die Krallen angehoben und vom Boden entfernt (Fig. 591). Bei den Katzen, wo die Krallen besondere Bedeutung haben, kommt noch ein zweiter elastischer Zug dazu, der am lateralen distalen Bandhöcker der Phalanx II entspringt und dorsal an der Krallenleiste endet. Hierdurch wird das dritte Zehnglied so angezogen, daß es sich fest an das zweite legt, die Krallen also vollständig vor Berührung mit dem Boden geschützt sind und so nadelscharf



Fig. 591. Elastischer Bandapparat der Kralle des Hundes. (Nach Ellenberger und Baum.)

a Krallenhöcker;  
b Krallenfortsatz;  
c Krallenloch; d Nagelphalanx; e elastische Bänder.

bleiben. Beim Zuschlagen wird das letzte Zehnglied blitzschnell kräftig herabgezogen.

Alle diese erwähnten Organe, Krallen, Hufe, Zähne, Geweih, dienen aber gleichzeitig noch als Waffen, und so sollen sie unter dieser Rubrik zusammen besprochen werden. Gewöhnlich unterscheidet man zweckmäßig Schutz- und Angriffswaffen. Bei den Säugern ist dieser Unterschied aber nicht immer scharf durchzuführen, da oft dieselbe Waffe beiden Zwecken dient.

Als Schutzwaffen, die nur als solche in Betracht kommen, müssen wir die Stacheln in Betracht ziehen, d. h. verdickte und zugespitzte Haare,



Fig. 582. *Erinaceus europaeus*. Hautmuskel in aufgerolltem Zustand. (Nach Carus aus Weber.)  
 aa dessen untere fibröse, b dessen obere, ausschließlich muskulöse Abteilung; c Hautmuskelfasern zur Nase, d solche vom Hals zum Ohr, die sich mit der anderseitigen verbinden; e Hals; f Gesichtsteil der Fasern; g Fasern an der Bauchwand; h in der Schwanzgegend.

welche in verschiedenen Säugetierordnungen unabhängig erworben sind. Es seien erwähnt die Echidniden unter den Monotremen, die außer den Stacheln auch noch Haare haben, *Erinaceus*, *Ericulus*, *Centetes* und *Hemicentetes* unter den Insektivoren, Stachelschweine und Stachelratten unter den Nagern. Bei den beiden letzten zeichnen sich die Stacheln durch besondere Länge aus, sie können aufgerichtet werden und durch Aneinanderschlagen ein surrendes Geräusch hervorrufen, das möglicherweise noch als weiteres Schreckmittel dient. *Echidna*, *Erinaceus* und *Ericulus* haben dafür die Fähigkeit erworben, sich zusammenzurollen. So gleichen sie einer unangreifbaren Stachelkugel. Diese Fähigkeit wird ermöglicht durch eine besondere Differenzierung der Hautmuskulatur. Diese ist zu einem Mus-



culus orbicularis panniculi geworden, d. h. zu einer dicken Muskelschicht, die napfartig den Rücken des Tieres bedeckt (s. Fig. 582). Seine Kontraktion bewirkt das Zusammenkugeln. Wie wirksam der so erzielte Schutz ist, hat *Leche* am Igel nachgewiesen, welcher trotz seiner sehr niedrigen Organisation nicht nur im Kampf ums Dasein nicht unterlegen ist, sondern sich im Gegenteil weiter verbreitet und entfaltet hat.

Ganz anders bedienen sich *Centetes* und *Hemicentetes*, die sich nicht

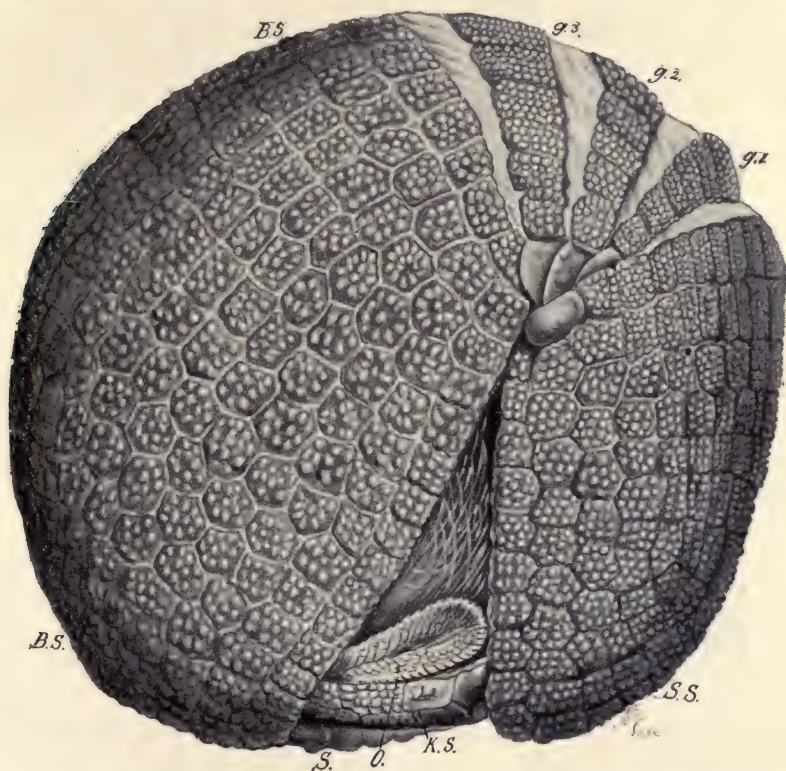


Fig. 583. *Tolypentes conurus* Is. Geoff. eingerollt, von der Seite gesehen.  
(Nach Murie aus Weber.)

B.S. Beckenschild; g1, 2, 3 die 3 Gürtel; K.S. Kopfschild; O. Ohr; S. Schwanz; S.S. Schulterschild.

zusammenrollen können, ihrer Stacheln. Sie sträuben sie und springen nun angreifenden Tieren, z. B. Hunden, entgegen und bohren ihnen so ihre Stacheln in die Haut, wobei stets eine Anzahl im Leib des Feindes stecken bleiben soll. Sie wiederholen das so oft, bis sich der Gegner zurückzieht. Hier werden also die Stacheln zu Angriffswaffen.

Zu den Schutzwaffen gehören auch die Verhornungen der Haut, wie wir sie bei Schuppentieren und Gürteltieren finden. Auch diesen ist die Fähigkeit, sich zusammenzurollen, in hohem Grade eigen (s. Fig. 593). Während aber die Stacheln Neubildungen sind, ist die jetzt zu besprechende Panzerung

wohl ein uraltes Erbteil von den Vorfahren der Säugetiere. Bei den Schuppentieren besteht sie, wie der Name sagt, aus Hornschuppen. Sie nehmen, ebenso wie die Schuppen der Reptilien, ihren Ursprung aus umgelegten, dorso-ventral abgeplatteten Lederhautpapillen, auf denen die Epidermis verhornt. Haare treten daneben recht spärlich auf.

Bei den Gürteltieren entsprechen den Schuppen außerdem noch Verknöcherungen in der Lederhaut, welche zu großen Knochenplatten verschmelzen. Nur einige Streifen in der Mitte des Rückens bleiben davon frei, so daß hier Halbringe, Gürtel, gebildet werden, die den Tieren ihren Namen gegeben haben und eine Beweglichkeit des Panzers erlauben. Bei fossilen Verwandten fehlt auch diese. Bei *Glyptodon* (s. Fig. 432) ist der



Fig. 584. Kopf des Warzenschweins (*Phacochoerus aeliani*).

Rumpf von einem einzigen unbeweglichen Schild bedeckt gewesen, eine Verschmelzung der Schuppen, welche durch die Unbeweglichkeit der starren Rückenwirbelsäule (vgl. S. 592) ermöglicht wurde.

Eine andere Schutzwaffe bilden Drüsen, die ein stinkendes Sekret absondern. Hierher gehören die Stinkdrüsen der Marderarten. Unser Iltis und Wiesel verdanken ihnen ja ihre lateinischen Namen *Putorius* und *Foetorius*. Es handelt sich hierbei meist um Analdrüsen, welche ihr Sekret in eine gemeinsame Höhlung ergießen. Die Hautmuskulatur, welche diesen Sack umgibt, befähigt ihn, das Sekret zur Verteidigung weit auszuspritzen; am bekanntesten ist das vom nordamerikanischen Stinktief *Mephitis*, ferner von *Conepatus*, *Helictis*, *Mydaus*, *Mellivora* u. a.

Bei geringerer Entwicklung treten diese Drüsen in den Dienst des gegenseitigen Auffindens und der Geschlechtstfunktion. Die Grenze ist nicht immer leicht zu ziehen.



Die Seitendrüsen der Spitzmäuse sollen mit ihrem starkriechenden Sekret dazu dienen, diese Tiere für andere ungenießbar zu machen. Das ist auch richtig. Ein Schutz wird aber dadurch nicht erreicht, denn sie werden ebenso wie andere kleine Tiere von Räubern ergriffen und getötet. Eine schützende Wirkung nimmt man von den an der Unterseite des Schwanzes liegenden Moschusdrüsen von *Myogale moschata* an. Auch ein Teil der zahlreichen Drüsen der Chiropteren mag hierher gehören, so die Nackendrüsen bei *Pteropus*, die in beiden Geschlechtern vorkommt und ein widerlich riechendes Sekret absondert, während andere Drüsen dieser Tiere wohl im Dienst der Geschlechtsfunktion stehen oder Schmierdrüsen sind.

Eine andere Schutzwehr bietet die dicke, starke Haut dar, wie sie die früher als „Dickhäuter“ fälschlicherweise zusammengefaßten Tiere, wie Nashörner, Nilpferde, Elefanten, Schweine, besitzen. Besonders wirksam wird dieser Schutz, wenn unter der Oberhaut noch eine dicke Fettschicht lagert, die bei unseren Wildschweinen Vorderrücken und Schultern bedeckt und von den Jägern geradezu als „Schild“ bezeichnet wird. Auch beim Flußpferd findet sie sich in ähnlicher Weise. So büßen die Wunden, die diese Tiere im Kampf untereinander zur Brunstzeit oder von Raubtieren empfangen, viel von ihrer Gefährlichkeit ein.

Auch die Warzen, welche die nach ihnen benannten Warzenschweine und die Flußschweine haben, und welche unter dem Auge sitzen (s. Fig. 584), haben wohl den Zweck, dies Organ bei Kämpfen mit Rivalen der gleichen Art gegen die von unten nach oben geführten Schläge zu schützen. (Vgl. auch Schutzwarze bei *Manis*.)

Schließlich wären auch die S. 655 schon erwähnten Mähnen, wie die des Löwen, die Rückenämme, wie sie sich bei Hyäne, Zibetkatze finden, die Backenbärte der Luchse und ähnliche Haarbildungen anzuführen<sup>1)</sup>.

Die übrigen Waffen dienen wohl alle zum Angriff, wenn sie auch daneben teilweise noch zur Abwehr gebraucht werden. Über Hufe und Klauen wurde schon gesprochen. Und es ist so bekannt, wie sich die Katzen ihrer Krallen, die Pferde ihrer Hufe bedienen, daß darüber nichts gesagt zu werden braucht.

Eine wichtige Waffe ist das Gebiß. Hier sind vornehmlich die Eckzähne durch ihre Lage dazu geeignet. Sie sind deswegen oft lange Dolche geworden, welche die übrigen Zähne erheblich an Länge übertreffen. Bei den lebenden Affen und Raubtieren sind sie allerdings wohl nie so lang geworden, daß sie aus dem Maule herausragen. Bei gewissen ausgestorbenen Katzen, *Machairodus*, scheint dies jedoch der Fall gewesen zu sein. Und

<sup>1)</sup> Erwähnt muß hierbei noch eine Eigentümlichkeit des Opossums werden, das bei den Amerikanern als „playing possum“ sprichwörtlich gewordene Sichtotstellen dieser Tiere. Ob dies hier ebenso wie bei vielen Insekten eine Schutzeinrichtung ist, muß mindestens als fraglich unterstellt werden.

man hat bis jetzt sich vergeblich gefragt, wie diese Tiere mit ihren exzessiv ausgebildeten Eckzähnen fressen konnten, da sie doch nicht, wie das Walroß im Wasser, die Nahrung einschlürfen konnten. *Matthew* hat deshalb, wie beistehende Figur zeigt, eine besondere Spezialisierung und Umänderung der Kaumuskulatur geglaubt annehmen zu sollen.

Beim Walroß selbst sind sie ganz fürchterliche Waffen geworden, die mit Recht von den Walroßjägern gefürchtet werden. Auch eine Anzahl Wiederkäuer hat die Oberkiefer Eckzähne so stark entwickelt, daß sie wie spitze Haken aus dem Maule herausragen. Ich nenne nur die lebenden Traguliden und Moschiden. Die Tiere verstehen sich dieser Waffen, indem sie von oben nach unten hauen, auch in geeigneter Weise zu bedienen.

Umgekehrt haut das angreifende männliche Wildschwein von unten nach

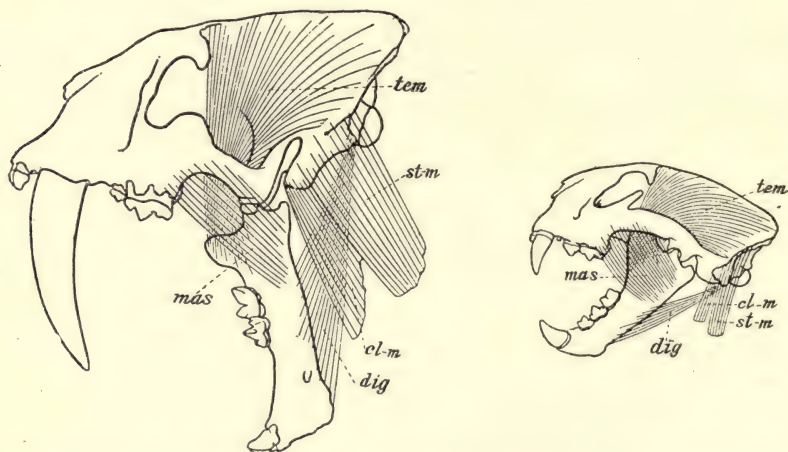


Fig. 583. Schädel und Schädelmuskeln von *Smilodon* (rekonstruiert) links und von einer Katze rechts. (Nach *Matthew* aus *Abel*.)

*tem.* M. temporalis; *st-m.* M. sternomastoideus; *mas.* M. masseter; *cl-m.* M. cleidomastoideus; *dig.* M. digastricus.

oben, so daß man sich vor seinen Schlägen schützen kann, wenn man sich platt auf den Boden wirft. Dies gilt aber nur für das männliche Wildschwein, da das weibliche, welches über weniger stark verlängerte Eckzähne verfügt, nicht haut, sondern beißt. In der Gattung *Sus* sind Ober- und Unterkieferzähne verlängert. Die oberen wachsen nach außen und krümmen sich nach oben, die unteren legen sich fest dagegen und helfen so die Waffe verstärken, welche bei den afrikanischen *Phacochoerus* (s. Fig. 584) noch weit mächtigere Dimensionen annimmt als bei unserem Schwein. Bei dem asiatischen *Babirusa* wachsen die oberen Eckzähne nicht nach unten, sondern nach oben durch den Oberkiefer und krümmen sich derartig nach rückwärts, daß sie nicht mehr zum Angriff tauglich sind. Diesem Zweck dienen nur die unteren Eckzähne, während die oberen wohl mehr einen Schild darstellen.



Der bekannte, schraubenartig gedrehte lange Zahn des Narwalmännchens ist ein Eckzahn, und zwar stets der linke, während der rechte verkümmert.

Ausnahmsweise dienen auch andere Zähne zur Verteidigung. Bei den Kamelen ist der einzige obere Schneidezahn kaniniform geworden, bei den Prosimiern der erste untere Prämolare (s. Fig. 572).

Die langen Stoßzähne der männlichen Elefanten sind aus Schneidezähnen hervorgegangen. Ihre Form ist sehr verschieden, indem sie bald gerade mit der Spitze nach unten stehen, bald nach oben gekrümmt sind. Es werden danach in Indien verschiedene Rassen unterschieden und es soll auch, dieser Form entsprechend, die Kampfweise der Tiere verschieden sein, wie Darwin berichtet. Im ersten Fall sind die Tiere bestrebt, den Gegner in den Grund zu bohren, während sie ihn im zweiten weit weg-schleudern.

Auch die Dugongmännchen benutzen die langen oberen Schneidezähne zum Kämpfen.

Es hat sich diese Ausbildung der oberen Inzisiven allein am zweckmäßigsten erwiesen; denn die Tiere, welche die unteren Schneidezähne als Waffen ausgebildet hatten, sind ausgestorben, wie die Mastodonten, fossile Elefanten, bei denen je ein Paar Schneidezähne im Ober- und Unterkiefer als Stoßzähne entwickelt waren, oder die Dinotherien, die nur untere besaßen. Nur beim Nilpferd mögen die geraden, mächtig entwickelten unteren Schneidezähne etwa noch als Stoßwaffen neben den stärkeren Eckzähnen dienen.

Rezenten Tieren, bei denen die Zähne als Waffen exzessive Ausbildung erlangt haben, scheinen in der Regel andere Waffen zu fehlen. Umgekehrt gehen, wenn diese ausgebildet sind, vielfach die Eckzähne und, wie bei den Wiederkäuern, Nashörnern und Titanotherien, auch die oberen Schneidezähne zurück. In dieser schon von Aristoteles erkannten Korrelation zwischen Schneidezähnen und Hörnern hat bereits Goethe Gesetzmäßigkeit gefunden und in seinem Gedicht von der Metamorphose der Tiere Ausdruck gegeben.

„Denn so hat kein Tier, dem sämtliche Zähne den oberen  
Kiefer umzäunen, ein Horn auf seiner Stirn getragen,  
Und daher ist den Löwen gehört der ewigen Mutter  
Ganz unmöglich zu bilden und böte sie alle Gewalt auf.“

Für die Eckzähne hat dies Gesetz nicht so allgemeine Gültigkeit. Schon unter den lebenden Tieren haben die Cervulina im männlichen Geschlecht hauerartige Eckzähne und ein Geweih. Noch mehr finden wir das bei ausgestorbenen Huftieren, wo die Protoceratinae im männlichen Geschlecht neben mächtigen Eckzähnen drei Paar Knochenauswüchse auf dem Schädel besaßen, und zwar auf den Schädelbeinen, Stirnbeinen und Oberkiefer, die wohl mit Hornscheiden umkleidet waren. Das Weibchen hatte nur kleine

Protuberanzen auf dem Scheitelbein. Auch die Dinoceratiden (s. Fig. 586) hatten drei Paar Hörner auf Scheitelbein, Oberkiefer und Nasenbein. Trotzdem erreichten die oberen Eckzähne eine Länge, die wohl wieder einen besonderen Schutz nötig machten. Wenigstens hat wohl diesen Zweck der eigenartige, abwärts gerichtete Fortsatz des Unterkieferkörpers in der Gegend der Eckzähne.

Wir sind damit schon zu anderen Waffen gekommen, den Hörnern, die sich, wie aus der bisherigen Besprechung hervorgeht, auf allen Knochen

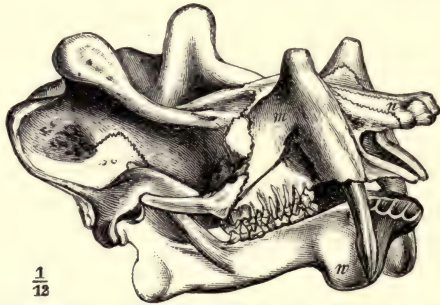


Fig. 586. *Loxolophodon* (*Dinoceras*) *mirabilis* Marsh. Schädel. (Nach Döderlein.)  
m Maxillare; n Nasale; w Fortsatz der Unterkiefersymphyse.

des Schädeldaches, mit Ausnahme der Occipitalia und Intermaxillaria, entwickeln können. Und die eigentümlichen, abwärts gerichteten Protuberanzen am Unterkiefer von *Elotherium* (s. Fig. 587) lassen es möglich erscheinen, daß auch hier Hörner gesessen haben, die beim Abwärtshauen, auch wenn sie keine Hörner trugen, als Waffen ihre Bedeutung gehabt haben mögen. Vielleicht läßt sich so auch der eigentümliche, rätselhafte, stark abwärts gerichtete Fortsatz des Jochbogens deuten. Ein Analogon dazu findet sich unter sämtlichen Säugern nur noch bei einigen *Xenarthra* (s. Fig. 432), wo dieser Fortsatz aber anders ausgebildet ist und wohl als Muskelansatz diente. Scott will übrigens auch in den unteren Unterkieferfortsätzen der *Elotherien* Muskelansätze sehen, deren Ursachen er in der Annahme zu finden glaubt, daß die Tiere mit ihren Unterkieferzähnen Wurzeln ausgegraben haben.

Übrigens findet sich etwas ihnen Ähnliches, nur bedeutend viel schwächer ausgebildet, bei den Hengsten mancher Equiden (Esel), so daß mich Scotts Erklärung nicht befriedigt. Für die Hengste aber wissen wir, daß sie bei ihren gegenseitigen Kämpfen den Gegner von oben zu packen suchen.

Von den rezenten Tieren finden sich Hörner nur bei den Huftieren. Sie sind aber auch bei einigen ausgestorbenen Tieren anderer Ordnung bekannt geworden. So tragen bei einem etwa bibergrößen Nager aus dem Miozän Nordamerikas, *Ceratogaulus*, die Nasalia hornartige Fortsätze, die ihm wegen der Ähnlichkeit des Schädels den Speziesnamen *rhinocerus* eingetragen



haben. Ebenso soll nach Ameghinos Angabe der zu den Xenarthra gehörige *Peltephilus ferox* aus den Santa-Cruz-Schichten Patagoniens zwei Paar Hörner besessen haben, die hier jedoch nicht als Auswüchse der Schädelknochen (Exostosen) erscheinen, sondern aus dem Hautpanzer hervorgehen.

Bei den ausgestorbenen Tieren haben sich die Hörner nur so weit erhalten, als sie aus Knochen bestehen. Es gibt aber noch andere. So unterscheiden wir bei den rezenten Tieren drei Arten:

1. Die Hörner der Rhinocerosse. Es sind reine Integumentbildungen, gewaltige Hornkegel, die zu einem oder zweien in beiden Geschlechtern dieser Tiere über der Nase, zwischen den Augen oder auf der Stirn sich erheben, niemals paarig auftreten und sich auf Verdickungen der darunterliegenden Knochen stützen. Sie entstehen auf Cutispapillen, die eine außerordentliche Länge erreichen, und unterliegen einem Wechsel.

2. Geweihe. Sie treten immer paarig auf, und zwar normalerweise ausschließlich im männlichen Geschlecht. (Nur beim Rentier hat auch das Weibchen ein Geweih.) Sie bestehen der Hauptsache nach aus Knochen, der nur während der Bildungszeit von Haut, dem „Bast“, überzogen ist. Wir unterscheiden an ihnen ein konstantes, stets von Haut bedecktes, basales Stück, das sich ontogenetisch als Apophyse des Stirnbeins entwickelt, und einen darüberstehenden, dem periodischen Wechsel unterliegenden Teil, die Stange. Dieser Wechsel erfolgt jährlich einmal, nur in Ausnahmefällen bei gefangenen Tiere ist ein öfterer Wechsel bemerkt worden. Auf Beobachtungen an solchen beruht wohl Lydekkers Angabe von einem regelmäßigen

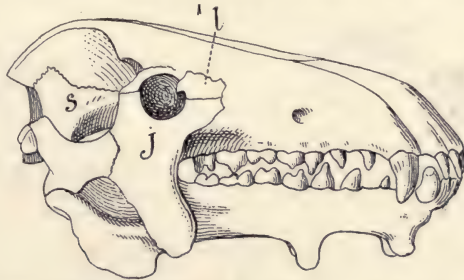


Fig. 587. Schädel von *Elotherium ingens* Leidy. (Nach Scott aus Weber.)

zweimaligen Wechsel bei *Elaphurus davidianus*. Das im Berliner Zoologischen Garten lebende Exemplar wechselte nur einmal jährlich.

Der Geweihwechsel und seine Gesetzmäßigkeit hat zu mannigfachen Erörterungen Anlaß gegeben und ist für alle Cerviden noch nicht vollständig geklärt. Am besten ist er wohl bei den einheimischen studiert. Im Erstlingsgeweih geht der Rosenstock unmittelbar in die Stange über, welche ursprünglich mit Haut bedeckt, durch Reiben an Bäumen, „Fegen“, davon befreit, ein kleines Knochenstückchen darstellt, das sich in nichts vom

Rosenstock unterscheidet, und das spießartig zugespitzt ist (Spießbock). Solche Auswüchse, denn Geweih kann man das eigentlich noch nicht nennen, scheinen manche fossilen Hirsche dauernd getragen zu haben. Dieses Erstlingsgeweih wird im nächsten Jahre gewechselt (Fig. 588 b u. c), indem seine Basis durch Osteoklasten aufgelöst wird. Über die Wundfläche wuchert die Haut (Fig. 588 d). Unter ihrem Schutze bildet sich, aber vom Periost des Rosenstockes aus, das neue Geweih (Fig. 588 e). Bis zur Vollendung bleibt es mit Haut überzogen und wird dann gefegt. Dieses zweite Geweih ist bei unserem Reh in der Regel wieder ein Spießgeweih, kann aber

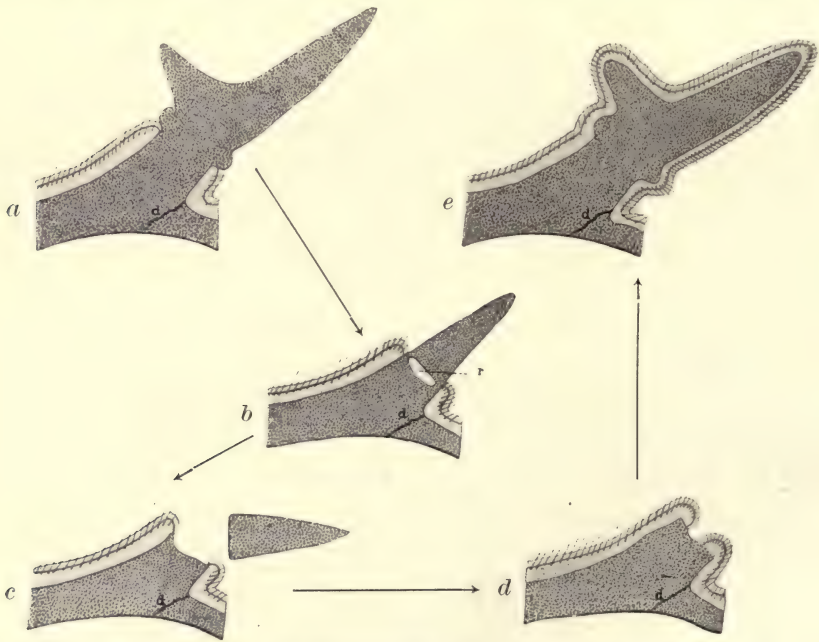


Fig. 588. Schema des Geweihwechsels der Cerviden. (Nach Nitsche.)

d Grenze zwischen Stirn- und Scheitelbein, die Kranznaht.

auch schon ein Sechser sein oder beim Hirsch gar noch mehr Enden haben. Ein Gabelgeweih, das man früher als konstante zweite Stufe ansah, kommt nur ausnahmsweise bei Reh und Hirsch vor. Das zweite Geweih unterscheidet sich aber vom ersten konstant dadurch, daß es an seiner Basis eine wulstige Verdickung, die „Rose“, hat. Mit nur einer Spitze (Spieß) ist es die bleibende Form bei *Mazama* und *Elaphodus*. Bei *Cervulus* und *Hippocamelus* erhält es eine weitere nach vorn (Gabelgeweih). Bei unserem Reh, dem Pampasreh, den Genera *Axis* und *Rusa* hat es drei Sprossen, doch sind die vorderen Sprossen nicht homolog (vgl. Fig. 589), bei Sika vier und bei den übrigen Hirschen, wie unserem Edelhirsch, dem Wapiti, Rentier u. a. kann eine noch höhere Endenzahl erreicht werden. Aber bei keinem hat



sie etwas mit dem Alter zu tun, wie man früher annahm. Beim Elche und Damhirsch (s. Fig. 589) tritt eine schaufelförmige Verbreiterung ein.

So sind wir von einfachen zu immer komplizierteren Formen gekommen. Und es scheint, daß auch die Phylogenie einen ähnlichen Weg genommen hat. Die geologisch ältesten Hirsche sind Spießer, darauf folgten für sehr lange Zeit, vom Mittelmiozän bis zum Pliozän, solche mit Gabelgeweih, und erst dann trat die bei manchen Arten ganz enorme Vermehrung der Enden ein, welche A. Rörig als eine Entwicklung vom Zweckmäßigen zum Unzweckmäßigen bezeichnet. Dies gilt aber wohl nur für einige ausgestorbene Formen, wie *Cervus sedgwicki* mit seinem außerordentlich stark verzweigten Geweih, oder *Alces latifrons*, dessen mächtige Schaufeln in keinem Verhältnis zum Körper standen, welcher die des *Alces palmatus* kaum übertraf. Bei den rezenten Hirschen kann wohl von einer Unzweckmäßig-

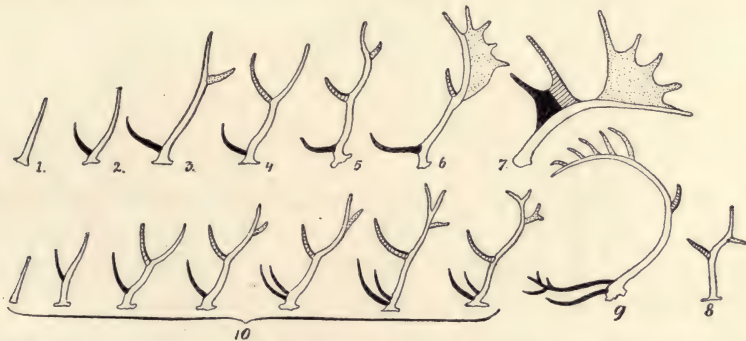


Fig. 589. Geweih von 1. Coassus; 2. Furcifer; 3. Axis; 4. *Rusa hippelaphus*; 5. Sika; 6. Dama; 7. Alces; 8. Capreolus; 9. Rangifer; 10. sieben Entwicklungsstadien von *Cervus elaphus*.  
(Nach Rörig und C. Hoffmann aus Weber.)

In allen Figuren bedeutet: weiß = Stange; schwarz = Augensproß und darüber der Eissproß bei Rangifer (9) und drei letzte Stadien von *Cervus elaphus* (10); gestrichelt = Mittelsproß; punktiert = Hintersproß.

keit kaum die Rede sein, wenn wir uns ihre Kampfweise vorstellen. Der Hirsch stößt, wie ich oft genug in zoologischen Gärten beobachtet habe, mit den obersten Spitzen des Geweihes, und zwar zielt er dabei genau. Bei gefangenen Hirschen hinter einem Drahtgitter kann man sehr gut an der Augenstellung sehen, daß sie einmal die Spitzen des Geweihes, dann aber auch daran, wie sie diese durch die Maschen des Gitters zu bringen suchen, daß sie auch das Ziel ganz genau im Auge haben. Nun ist aber das Geweih des Edelhirsches sehr lang, das Treffen trotz des Zielens also wohl ein etwas Unsicheres. Bei mehreren Spitzen ist natürlich eher die Möglichkeit gegeben, zu treffen, als bei einer, wie wir auch mit Schrot eher treffen als mit der Kugel. Die Verlängerung des Geweihes ist natürlich von Vorteil, da sie ermöglicht, dem Gegner schon auf eine größere Entfernung beizukommen. Und die einzelnen Spitzen sind kaum kürzer, als es der Spieß des Spießbockes war. Einen Spieß von der Länge des Edelhirschgeweihes hat, ab-

gesehen von anormalen, noch heute vorkommenden Fällen, niemals ein Hirsch getragen. Er wäre wohl auch unpraktisch, und wenn er tief in den Körper eines Gegners eingedrungen ist, leicht der Gefahr des Abbrechens ausgesetzt.

Nach dem bisher Bemerkten könnten nun wenigstens die nach vorn stehenden Sprossen des Hirschgeweihes als überflüssig erscheinen; dem ist aber nicht so. Sie dienen einmal, wie schon D a r w i n wußte, zum Parieren, dann aber auch zum Stoß nach unten, wozu die oberen Spitzen nicht verwendet werden können. Dazu kommt noch der äußerst zweckentsprechende Bau des Geweihes, auf den wohl H o f f m a n n zuerst hingewiesen hat. Es bildet nämlich jede Sprosse mit der Hauptstange nicht einen spitzen Winkel, sondern einen Bogen (s. Fig. 590 u 591). Dadurch wird jeder Stoß, der von irgendwoher auf eine Verzweigungsstelle trifft, so abgleiten, daß seine Kraft in die Richtung der Achse der Hauptstange fällt, wodurch die



Fig. 590. Geweihstange des Edelhirsches.  
(Nach Hoffmann aus Rumbler.)  
k. K. kompensatorische Krümmung.

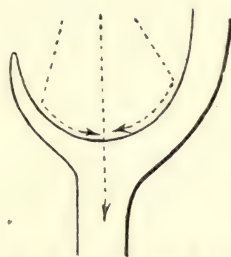


Fig. 591. Schema, um die Ableitung der Stoßwirkungen in der Sprossenlage auf den darunter liegenden Stangenteil zu zeigen.  
(Nach Rumbler.)

Bruchgefahr sehr verringert wird. Also so unzweckmäßig will mir die Waffe des Edelhirsches nicht scheinen, im Gegenteil, sie ist gleich geschickt zum Stoß wie zur Parade.

Ich habe diese Ausführungen gemacht, trotzdem ich die Gefährlichkeit der als „Mörder“ bezeichneten einzelnen Hirsche kenne, die nur ein sehr langes Spießgeweih haben. Würde ihnen dies aber wirklich einen großen Vorteil über ihre Rivalen verschaffen, so müßte sich bei der bekannten starken Vererbung derartiger Geweihanomalien schon längst irgendwo eine konstante Rasse von Hirschen mit Spießgeweih gebildet haben.

Wir müssen dabei bedenken, daß die Cavicornier, die annähernd gleich lange Hörner haben, wie die Ziegen und der Büffel, niemals mit den Spitzen stoßen. Bei den Säbelantilopen, die dies tun, liegt eine besondere Kampfweise vor. Es sind Waffen, wie dies schon D a r w i n ausführte, die nur eingerichtet sind zum Kampfe der Männchen untereinander, wobei sich die Tiere auf die Knie niederlassen, die Hörner nach vorne parallel zur Erde bringen und nun den Gegner von unten zu treffen suchen. Auch die



anscheinend so unzweckmäßige Waffe dieser Tiere hat also ihren Wert, nur gehört eine genaue Kenntnis der Lebensweise dazu, um ihn zu verstehen. Und das wird wahrscheinlich für die Gehörne vieler Hirsche und Antilopen gelten, die scheinbar so unzweckmäßig aussehen, sonst würde sich kaum die Konstanz erklären lassen, mit der sie vererbt werden. An den Bewegungen dieser Tiere in der Gefangenschaft kann man oft sehen, in welcher zweck-

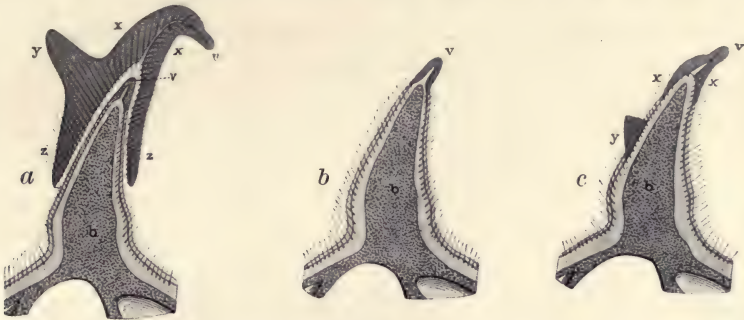


Fig. 592. Schema des Geweihwechsels der Gabelgemse. (Nach Nitsche.)

v primäre Hornspitze; x sekundäre Hornspitze; y vorderer Zacken; z Basis der Hornscheide.

mäßiger Weise sie sich ihrer Gehörne zu bedienen wissen. So habe ich mich oft über den eigentümlichen seitlichen Stoß des echten Gnus gewundert, der gewiß sehr geeignet erscheint, den Gegner die Spitzen dieser doch auf den ersten Blick kaum sehr zweckmäßig aussehenden Waffen fühlen zu lassen. Auch die Büffel und Moschusochsen verstehen es, so zu stoßen. Sie besitzen außerdem noch in den verbreiterten Basen ihrer Hörner eine

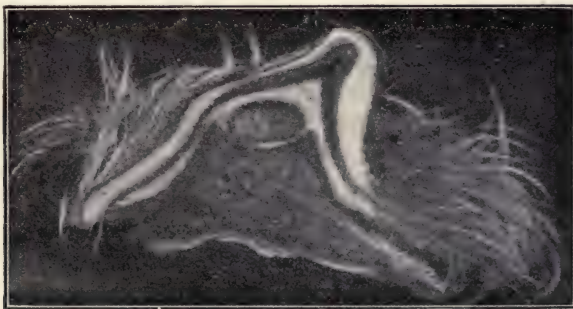


Fig. 593. Isoliertes Os cornu einer Ziege. (Nach Fambach.)

schöne Schutzwaffe, wenn sie geradeaus, mit der ganzen Wucht des Körpers stoßend, laufen. Auch die rückwärts gebogenen langen Hörner der Steinböcke sind durchaus nicht zwecklos. Man braucht dabei nicht an die etwas fabelhafte Verwendung als Schild gegen fallende Felsen oder beim Sturze zu denken, wovon schon der alte Geßner zu berichten wußte. Die Tiere stoßen nicht mit der Spitze, sondern mit der Vorderfläche der Hörner, und

sie führen beim Zustoßen mit dem Kopf eine eigentümliche nickende Bewegung aus, sie hauen gewissermaßen mit den Hörnern. Daß aber beim Hieb in einem gebogenen Säbel, um mich dieses Bildes zu bedienen, mehr Wucht liegt als in einem geraden, wird niemand bezweifeln. Wer will es aber entscheiden, ob diesen Tieren gerade Dolche, mit deren Spitze sie stoßen würden, vorteilhafter wären?

Freilich mag manchmal auch die Waffe unvorteilhaft geworden sein. Ich kann mir wenigstens einen Vorteil, den das hakenförmige Horn der Gemse oder die breite Schaufel des Elches hat, nicht denken. In dem letzteren Fall haben die Tiere aber auch noch eine andere Kampfweise, indem sie mit ihren Vorderhufen ganz gefährlich zu schlagen verstehen. Dieses schaufelförmige Geweih, das bei dem Riesenhirsch, einem ausgestorbenen Verwandten des Damhirsches, ganz gewaltige Dimensionen erreicht — es umspannte von einem Ende zum anderen einen Raum von

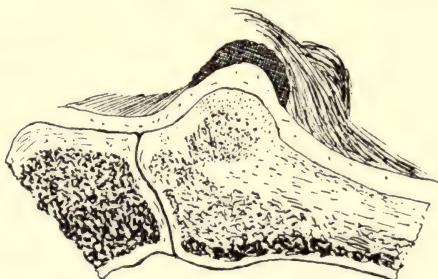


Fig. 594. Schnitt durch den Hornzapfen eines 8 Wochen alten Kalbes. Kein Os cornu. Diploëbildung im Parietale als Vorläuferin der Sinusbildung. (Nach Dürst.)

2 bis  $3\frac{1}{2}$  m (Zittel) —, ist denn auch wohl die Ursache für das Aussterben dieser Tiere geworden. Es sind eben exzessive Bildungen, die bei dem enormen Materialverbrauch nur mehr schädigend wirkten.

Wir sind im Verlauf der letzten Betrachtungen schon zur dritten Art, den 3. Hörnern gekommen. Wir definieren sie am besten als mit einem Hornmantel überzogene Knochenzapfen, die mit Ausnahme von Antilocapra keinem regelmäßigen Wechsel unterliegen. Die Hörner von Antilocapra haben auch noch die Eigentümlichkeit, daß die Hornbekleidung, aber nur diese, eine weitere, nach vorn gerichtete Spitze bekommt, woher der deutsche Name Gabelgemse rührt (s. Fig. 592). Die lebenden Cavicornier haben nur je ein Paar Hörner, das von den Frontalia ausgeht, nur bei Tetracerus quadricornis, einer indischen Antilope, kommt noch ein zweites, weiter vorn gelegenes Hornpaar vor. Es scheint sich hierbei aber nach Dürsts Untersuchungen um eine neue Erwerbung zu handeln, da das vordere Paar erst viel später als das andere, und zwar postembryonal angelegt wird.

Man hat nun eine Parallelisierung der Hörner und Geweihe versucht.



Dabei spielte eine Verknöcherung eine Rolle, welche sich unterhalb der Hornscheide, aber oberhalb des Stirnbeines, bei sehr jungen Cavicorniern findet, das Os cornu (s. Fig. 593). Dieses Os cornu sollte eine Hautverknöcherung sein und der Stange der Geweihe entsprechen. Der sich ihm entgegenwölbende und später mit ihm verwachsene Teil des Stirnbeines, der „Hornstiel“, wurde dem Rosenstock der Geweihe gleichgestellt und die vergängliche Haut, der Bast, des Geweihes mit dem Hornmantel der Hörner verglichen. Nun hat aber D ü r s t gezeigt, daß das Os cornu

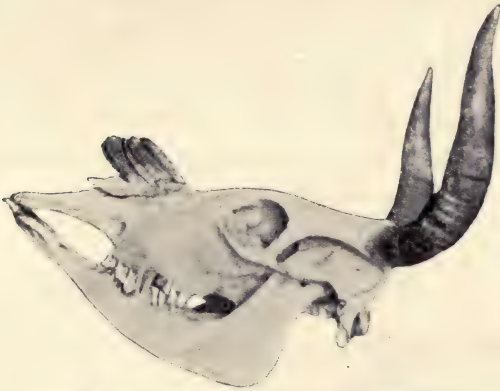


Fig. 595. Rind mit Hawthorn auf der Nase.  
(Nach Dürst.)



Fig. 596. *Sivatherium giganteum* Falc. & Cantl. Schädel.  
(Nach Döderlein.)



Fig. 597. Durchschnitt durch den knöchernen Hornzapfen eines alten Steinbocks.  
(Nach Fambach.)

keine konstante Bildung ist. Bei Haustieren kann es z. B. bei einer Rinder- oder Schafrasse auftreten (Fig. 593), bei einer anderen fehlen (s. Fig. 594). Weiter aber hat F a m b a c h nachgewiesen, daß das Os cornu keine Hautverknöcherung ist, sondern genau wie das Stirnbein von dessen Periost gebildet wird, das in diesem Falle die Besonderheit erworben hat, nach zwei Seiten, nach unten und oben, Knochen abzulagern. Dies ist also der einzige Unterschied von der Geweihbildung. Denn auch hier ist die Stange eine vom Periost, nicht von der Haut ausgehende Verknöcherung, die aber nur nach innen von der Knochenhaut liegt.

Dagegen scheinen die den drei vorderen Hörnern der Giraffe zugrunde

liegenden Knochen Hautknochen zu sein. Wenn dies auch noch nicht ganz sicher ist, so ist es doch nach Ray Lankesters Untersuchungen höchst wahrscheinlich. Vor ihnen liegt das vordere unpaare über der Fronto-Nasal-Naht. Die beiden paarigen stehen über der Parieto-Frontal-Naht (Fig. 598). Wichtig ist aber, daß sie, wie Ray Lankester festgestellt hat, über dem Parietale entstehen und erst nachträglich durch Vergrößerung ihrer Basis auch auf das Frontale übergreifen. Dadurch treten sie in Gegensatz nicht nur zu allen anderen Hörnern rezenter Säuger, sondern auch zu denen des ihnen nächsten verwandten Okapis, dessen Hörner über dem Frontale entstehen und gar nicht zum Parietale in Beziehung treten. Ihr Knochen soll aber gleichfalls eine Hautverknöcherung sein.

Den occipito-parietalen Hörnern der Männchen der fünfhörnigen Giraffe soll nach O. Thomas ein Os cornu fehlen.

Sonst können, wie Dürst gezeigt hat, ferner Hautknochen bei Wiederkäuern dort auftreten, wo sich infolge von Druck oder Verletzung an be-

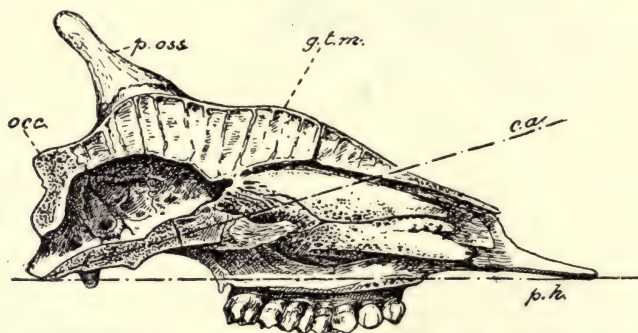


Fig. 598. Längsschnitt durch den Schädel einer Giraffe, um die Stirnsinus zu zeigen.  
(Nach Ray Lankester.)

occ. Crista occipitalis; p. oss. Hornzapfen; g. t. m. mediane Anschwellung des Stirnbeins.

liebigen Stellen, z. B. an der Brust oder am Halse, Hörner bilden. Diese bestehen dann aus einem Knochenkern und einem Hornmantel. Bekannt ist ja das Hauthorn auf der Nase gewisser westafrikanischer Rinder (s. Fig. 595), das dadurch entsteht, daß die Neger gerade dorthin die Tiere schlagen.

Wie weit die Knochenauswüchse der fossilen, zu den Giraffen gestellten Tiere, die vielfach zwei Paar Hörner haben, wie Bramatherium, Samotherium, Sivatherium (s. Fig. 596), Hautknochen sind, ist heute schwer zu entscheiden. Da aber die breiten, geweihartig verzweigten Hinterhörner von Sivatherium pneumatisiert sein sollen, d. h. die Stirnsinus sich hoch hinein erstrecken sollen, so sind sie wohl kaum als Hautknochen aufzufassen, womit diese schon sowieso sehr antilopenähnlichen Tiere noch weiter den Antilopen genähert würden. Vielfach erstrecken sich nämlich bei diesen letzteren die Stirnsinus weit in die Hornzapfen, die z. B. bei einem alten



Steinbock ganz hohl sind (s. Fig. 597), wodurch sie natürlich sehr leicht werden, während umgekehrt die Stirnzapfen anderer Arten vollständig mit Knochensubstanz ausgefüllt sind. Bekanntlich gründete ja Rütimeyer auf diese Verhältnisse seine Einteilung der Antilopen. Diese Lufthöhlen in den Schädelknochen haben, wie wir das schon beim Elefanten feststellten, den Zweck, den Knochen elastischer zu machen und so die Wucht des Stoßes abzuschwächen. Ihre Ausdehnung kann oft eine außerordentliche sein, wie Fig. 598 zeigt.

Wenn wir also nach dem Gesagten eine Parallelisierung der Kopfauswüchse versuchen wollen, so würde diese etwa so aussehen:

Versuch einer Parallelisierung der Exostosen der Huftiere.

Giraffe	Okapi	Hohlhörner	Hirsche	Nashörner	
Haut	Haut	Hornscheide	Bast zum Teil <sup>1)</sup>	Horn	} Bildungen des Ektoderms
auf dem Parietale { Hornzapfen Auswuchs des Parietale	auf dem Frontale { Hornzapfen Auswuchs des Frontale	ganzer Hornzapfen	ganzes Geweih (und ein Teil des Bastes) <sup>1)</sup>	Auswuchs des Nasale	
					} Bildungen des Mesoderms

Es folgt hieraus, daß das Horn der Giraffen und auch, wie schon aus der vorstehenden Beschreibung hervorgeht, das der Nashörner sich mit dem der anderen Huftiere nicht homologisieren läßt, es handelt sich dabei also nur um analoge Bildungen, Konvergenzerscheinungen, die mehrfach unabhängig voneinander erworben wurden und die, wie wir gesehen haben, nicht nur in anderen Säugetierordnungen (*Peltephilus*, *Ceratogaulus*), sondern auch bei Reptilien und Vögeln in ähnlicher Gestalt auftraten.

Es ist hierbei besonders wichtig, daß in derselben Gruppe bei den Girafiden, Giraffa und Okapia, die Hörner keine einheitliche Erwerbung darstellen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch für die *Cavicornia* eine getrennte Erwerbung anzunehmen ist, da, wie Ray Lankester zeigte, bei ihnen die Hörner an ganz verschiedenen Stellen des Kopfes sitzen (s. Fig. 599).

Dies legt uns die Frage nach den Ursachen der Entstehung von Hörnern überhaupt nahe. Diese scheint mir darin zu liegen, daß die Waffen bei den Huftieren vielfach in den Kopf verlegt waren, wie wir das schon bei den großen, zum Hauen eingerichteten Eckzähnen sahen. Denn offenbar war

<sup>1)</sup> Da ja das Periost auch zum Bast gehört.

der Instinkt, sich mit dem Kopf zu verteidigen, das Primäre, und nicht etwa die Waffen. Dies scheint mir aus zweierlei Beobachtungen hervorzugehen. Einmal behalten Haustierrassen auch nach Verlust der Hörner, wie ich selbst an hornlosen Ziegen und Schafen konstatieren konnte, die Gewohnheit, zu stoßen, bei. Wir wissen aber, daß im phylogenetischem Geschehen die Organe in der umgekehrten Reihenfolge des Entstehens verkümmern. Dann aber haben gehörnte Weibchen von Tieren, die normalerweise ungehörnt sind, doch nicht den Instinkt, zu stoßen. Gehörnte Ricken fegen noch nicht einmal. Leider habe ich in dieser Beziehung gar nichts über die weiblichen Rentiere in Erfahrung bringen können.

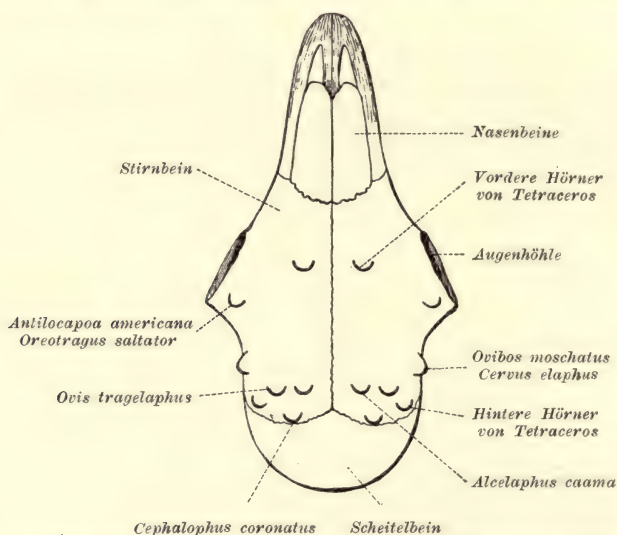


Fig. 599. Diagramm, um die verschiedene Stellung der Hornzapfen bei Wiederkäuern zu zeigen. (Nach Ray Lankester.)

Es ist die Annahme dieser Theorie wenigstens nicht schwieriger als die Trituberkulartheorie des Gebisses; denn diese nimmt ja auch als Ursache der Differenzierung ebenfalls von außen wirkenden Druck an. Wichtig ist auch, daß R. Lankester an den Schädeln von Okapis und Giraffen neben den eigentlichen Hörnern an verschiedenen Stellen hornartige Protuberanzen fand.

Lag aber einmal die Verteidigung im Kopf, so waren natürlich gerade die hervorragenden Teile, wie die Wölbung des Stirnbeins über den Augen und die Nasenbeine, wo wir am häufigsten Hörner finden, Insulten ausgesetzt. Daß aber die Haut der Huftiere gegen häufige Verletzungen durch Hornbildung reagiert, ist schon oben gezeigt worden. Daß in solchen Hörnern auch Hautverknöcherungen; wie bei den Giraffen, entstehen können, ist gleichfalls schon betont. Liegt nun das Periost sehr oberflächlich, so ist es wohl leicht denkbar, und zeigt sich auch bei Verwundungen häufig, daß



dieses sowieso schon zur Knochenbildung prädestinierte Gewebe auf Verletzungen durch vermehrte Knochenbildung reagiert. Sehr wesentlich geeignet, diese Ansicht zu stützen, ist Dürsts Mitteilung, daß bei der unter dem Namen *Bos tricerus* bekannten Rinderrasse aus Senegambien das dritte Horn auf der Nase (Fig. 595) nicht angeboren sei, sondern jedesmal neu hervorgerufen werde durch die Gewohnheit der dortigen Neger, ihre Rinder auf die Nase zu schlagen. Dieses Horn besteht wie die normalen Rinderhörner aus Knochenzapfen und Hornmantel. So ist also die Entstehung von Hörnern als Reaktion auf Verletzungen nachweisbar. „Das einzige, was sich bei dieser Hypothese nicht direkt demonstrieren läßt,“ sagt Dürst, „ist die Vererbbarkeit der so (traumatisch) entstandenen Hörner.“ Immerhin läßt sich vielleicht annehmen, daß zunächst die Anlage zur Hornbildung und schließlich diese selbst erblich wurde, wenn es sich nützlich erwies. Denn wenn auch Weismann gezeigt hat, daß sich Verletzungen nicht zu vererben brauchen, so ist damit noch nicht nachgewiesen, daß sie nicht unter besonderen Umständen erblich werden können.

Wenn nun aber gefragt wird, warum bei dieser gleichen Entstehungsursache die Gehörne so verschieden entwickelt sind, einmal verzweigte, periodisch gewechselte Gebilde, das andere Mal unverzweigte gerade Körper, so dürfte es derzeit schwer sein, darauf eine Antwort zu finden. Man hat übrigens geglaubt, diese Gegensätze durch Übergänge verbinden zu können.

Es wird bei Cavicorniern ein Jugendhorn angelegt, das später von dem anders gestalteten definitiven ersetzt wird. Aber Fambach macht darauf aufmerksam, daß hierbei kein echter Hornwechsel eintritt, da nirgends eine Ablösung der Epidermisflächen von den Grundflächen der Matrix erfolge. Es werde nur durch Umbildung der Papillen und bessere Ernährung ein festeres Horn gebildet, welches das Jugendhorn beiseite dränge. Nur in Krankheitsfällen sei ausnahmsweise einmal ein echter Hornwechsel bei Cavicorniern beobachtet.

Nur bei *Antilocapra* mit ihrem gegabelten Horn ist ein regelmäßiger, periodischer Hornwechsel (Fig. 592) bekannt geworden. Zieht man die Hornscheide ab, so sieht man darunter den mit weicher, behaarter Haut bedeckten Zapfen, der an der Spitze einen kleinen Hornkegel trägt (Fig. 592 a). Dieser stellt nach dem Abwurf der alten Hornscheide den einzigen verhornten Teil dar (Fig. 592 b). Bei der Neubildung entsteht ein zweiter, tiefer liegender, der spätere Zacken (Fig. 592 c). Beide werden durch Hornsubstanz vereinigt, und indem diese tiefer greift, wird schließlich das definitive Horn gebildet. Es wird zwischen den Haaren der ursprünglichen weichen Haut ausgeschieden, so daß diese mit in den Hornüberzug einbezogen werden, wo sie auf Querschnitten immer erkennbar bleiben. Dieses Bestehenbleiben der Haare deutet einen jugendlichen Zustand an. Die Hornbildung setzt bereits ein, ehe die Haut ihre volle Umbildung zur Horn-

matrix erfahren hat. Keineswegs läßt sich daraus aber ein Gegensatz gegen das Horn der übrigen Hohlhörner, wie dies Nitsche meinte, konstruieren; denn auch bei den übrigen sind am Grunde des Hornes, wo es noch jugendlich ist, vielfach Haare eingeschlossen.

Der Hornwechsel der Gabelgemse ist aber auch nicht dem Geweihwechsel der Hirsche zu vergleichen, wie man früher meinte, und zu dem er einen Übergang bilden sollte, nicht einmal dem Fegen des Bastes; denn dabei wird die ganze Haut einschließlich des Periostes entfernt. Dieses bleibt aber beim Hornwechsel von *Antilocapra* bestehen. Er läßt sich also eher mit dem normalen Haarwechsel vergleichen, und daraus erklärt sich wohl auch der periodische Wechsel. Bei den übrigen Hohlhörnern dagegen ist mit fortschreitender Umbildung der Haut unter den Hörnern die Beziehung zu den Haaren aufgegeben worden; vielleicht wurden sie ursprünglich auch gewechselt.





# Literatur.

Das Verzeichnis erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Es sind vielmehr nur die wichtigsten, besonders die benutzten Arbeiten, angeführt und dann vorwiegend solche mit zahlreichen Literaturhinweisen.

## 1. Allgemeines.

Abel, O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1910. — Ackermann, R., Tierbastarde. Kassel 1898. — Anthony, R., L'adaptation à la locomotion aërienne chez les vertébrés. Revue Scientifique 1910, I, S. 777. — Azara, F., Essais sur l'histoire naturelle des Quadrupèdes de la Province du Paraguay. Paris 1801. — Barkow, H. C. L., Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich. Berlin 1846. — Bates, Der Naturforscher am Amazonenstrom. — Beddard, Animal coloration. — Beer, Th., Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse über das Hören der Tiere. Wiener klinische Wochenschrift 1896, Nr. 39. — Derselbe, Die Akkommodation des Auges in der Tierreihe. Wiener klinische Wochenschrift 1898, Nr. 42. — Berger, In Afrikas Wildkammern als Forscher und Jäger. Berlin 1910, Parey. — Bergmann, C. und Leuckart, R., Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreichs. Stuttgart 1852. — Boas, Lehrbuch der Zoologie. Jena 1908. — Born, G., Die Nasenhöhlen und der Tränen-nasengang der amnioten Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. 1879, Bd. 5, S. 62. — Brandt, A., Grundriß der Zoologie und vergleichenden Anatomie. Berlin 1911. — Brauer, A., Die arktische Subregion. Zoologische Jahrb. 1883, Bd. 3, S. 189—308. — Brehm, Tierleben (Vögel nach der neuesten Auflage). — Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. — Claus-Grobbe, Lehrbuch der Zoologie. Marburg 1910. — Cunningham, J. T., Sexual Dimorphism in the Animal Kingdom. London 1906. — Cuvier, Recherches sur les ossements fossiles. 1835—1839. — Derselbe, Leçons d'anatomie comparée, 1836—1846. — Darwin, Die Abstammung des Menschen. Bd. 2, Kap. 12. Übersetzung von Haek. Leipzig, Reclam. — Derselbe, Voyage of the Beagle. London 1845. — Dessoir, Hautsinn. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Phys. Abt. 1892, S. 175. — Döderlein, L., Über die Erwerbung des Flugvermögens der Wirbeltiere. Zoolog. Jahrb., Abt. f. System. 1900, Bd. 14, S. 49. — Edinger, L., Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Wirbeltiere. Leipzig 1904. — Eimer, Th., Über die Zeichnung der Tiere. Zoolog. Anz. Leipzig 1882—1884. Krebs Zeitschr. „Humboldt“ 1885—1888. — Entz, Géza sen., Die Farben der Tiere und die Mauserung. Mathem.-naturw. Berichte aus Ungarn 1906 (1909), Bd. 24, S. 71—201 und 1907 (1909), Bd. 25, S. 1—94. — Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1899—1901. — Groos, Die Spiele der Tiere. Jena 1907. — Haacke, W., Die Schöpfung der Tierwelt 1893. — Hasse, C., Anatomische Studien. — Hedin, Sven, Durch Asiens Wüsten. — Henle, J., Vergleichend-anatomische Beschreibung des Kehlkopfs 1839. — Hensel, R., Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt Brasiliens. Zoolog. Garten 1872. — Hertwig, O., Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. — Hertwig, R., Lehrbuch der Zoologie. Jena. — Heß, C., Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Akkommodationsvorgangs. Archiv f. Augenheilkunde 1909, Bd. 62, S. 345—392. — Derselbe, Vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes. Jena 1912. — Heß, C. u. Heine, L., Arbeiten aus dem Gebiet der Akkommodationslehre. Archiv f. Ophthalmologie 1898, Bd. 56, Jahrg. 44. — Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben. 1910.

- Humboldt, A. v. und Bonpland, Aimé, Reise in die Äquinoctialgegenden des neuen Kontinents in den Jahren 1799—1804. Stuttgart u. Tübingen 1825—1832.
- Huxley, Lectures on the Elements of comparative Anatomy, 1864. — Jacobi, A., Die Bedeutung der Farbe im Tierreich. Gemeinverständl. darwinistische Vortr. und Abhandl. 1904. — Jäger, G., Deutschlands Tierwelt nach ihren Standorten eingeteilt. Stuttgart 1874. — Klunzinger, K., Die Wirbeltierfauna im und am Roten Meer. Zeitschr. d. Gesellsch. f. Erdkunde. Berlin, Bd. 13, S. 1—96. — Kobelt, Die Verbreitung der Tierwelt. Leipzig 1902. — Derselbe, Die physiologische Ursache von Zeichnung und Farbe in der Tierwelt. Zeitschr. f. Naturwissensch. 1912 (1911), Bd. 83, S. 241—404. — Landois, L., Lehrbuch der Physiologie des Menschen, 1909. — Lereboullet, Anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés. Verhdl. d. kaiserl. Leopold-Caroli-Akad. Halle 1851. — Lubosch, W., Universelle und spezialisierte Kaubewegung bei Säugetieren. Biolog. Zentralbl. 1907, Bd. 27. — Ludwig, H., Über Eibildungen im Tierreiche. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg 1877, Bd. 4, S. 113. — Marey, E. J., Le mouvement. Paris 1893. — Maurer, F., Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen, ein Beitrag zur Phylogenie der Säugetierhaare. Morph. Jahrb. 1892, XVIII, S. 717—864. — Meckel, System der vergleichenden Anatomie. Halle 1821—1833. — Middendorf, A. Th. v., Sibirische Reise. — Milne-Edwards, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Paris 1857—1880. — Muylbridge, E., Animals in Motion. London 1902. — Osburn, R. C., Adaptive modifications of the limbs skeleton in aquatic reptiles and mammals. Ann. New York Acad. Sciences XVI. — Pallas, Reise durch verschiedene Provinzen des russischen Reichs. Petersburg 1771 bis 1776. — Passarge, S., Aus dem Tierleben der mittleren Kalahari. Naturwissenschaftl. Wochenschr. 1905, S. 337—346. — Pettigrew, J. Bell, Die Ortsbewegungen der Tiere. Leipzig 1875. — Pütter, A., Organologie des Auges. In Gräfe-Sämisch, Handb. d. gesamten Augenheilkunde. Leipzig 1908, Bd. 2, 2. Abt. — Radde, G., Reise in den Süden von Ostsibirien. — Retzius, G., Das Gehörorgan der Wirbeltiere. I. Fische und Amphibien. Stockholm 1881. II. Reptilien, Vögel und Säugetiere. Stockholm 1884. — Röse, C., Das Zahnsystem der Wirbeltiere. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte 1896, Bd. 4, S. 542. — Roosevelt, Afrikanische Wanderungen eines Naturforschers und Jägers. Deutsche Ausgabe von Dr. Max Kullnick. Berlin 1910. Parey. — Schillings, Mit Blitzlicht und Büchse. — Schnee, Aus der Natur. 1905, S. 337. — Schmeil, O., Lehrbuch der Zoologie. Leipzig 1910. — Schomburgk, Reisen in Britisch-Guayana in den Jahren 1840—1844. — Schröder, Chr., Eine Kritik insbesondere der von C. G. Schillings behaupteten Mimikryerscheinungen bei Zebras und Giraffen. Aus der Natur 1906/1907, S. 661—670. — Schulze, F. E., Die Lungen. Strickers Handb. d. Gewebelehre 1871, S. 464. — Schultze, M., Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Archiv f. mikroskop. Anat. 1866, Bd. 2. — Derselbe, Über Stäbchen und Zapfen der Retina. Schultzes Archiv 1867, Bd. 3, S. 215. — Semon, R., Zoologische Forschungen in Australien und dem malaiischen Archipel. Über Monotremen und Marsupialier Bd. 2, 1. Lief. — Semper, Karl, Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Leipzig 1880. — Simmermacher, G., Haftapparate bei Wirbeltieren. Zoologischer Garten 1884, Bd. 25, S. 289. — Simroth, H., Die Entstehung der Landtiere. Leipzig 1891. — Derselbe, Die Pendulationstheorie. Leipzig 1907. — Derselbe, Der Einfluß der letzten Sonnenfleckenperiode auf die Tierwelt. Kosmos 1908, Bd. 5. — Sömmerring, D. W., De oculorum hominis animaliumque sectione horizontali commentatio. Göttingen 1818. — Stannius, Handbuch der Anatomie. — Steinmann-Döderlein, Elemente der Paläontologie. Leipzig 1890. — Taschenberg, Die giftigen Tiere. Stuttgart 1909. — Terra, Paul de, Vergleichende Anatomie des menschlichen Gebisses und der Zähne der Vertebraten. Jena 1911. — Teutleben, E. v., Über Kaumuskeln und Kaumechanismus bei den Wirbeltieren. Archiv f. Naturgesch. 1874, Bd. 40, S. 78. — Thilo, O., Sperrvorrichtungen im Tierreich. Biolog. Zentralbl. 1899, Bd. 19, S. 504. — Tschudi, J. J. v., Untersuchungen über die Fauna peruana. St. Gallen 1844—1846. — Virchow, H., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges, 1882. — Waldeyer, Eierstock und Ei. 1870. — Werner, F., Bemerkungen zur Zeichnungsfrage. Biolog. Zentralbl. 1891, Bd. 11, S. 358—372. — Derselbe, Untersuchungen über die Zeichnungen der Wirbeltiere. Zool. Jahrb., Abt. f. System. 1892, Bd. 6, S. 155—229 und 1894, Bd. 7, S. 365—410. — Derselbe, Das Ende der Mimikryhypothese? Biolog. Zentralbl. Bd. 27, S. 174—185. — Wied-Neuwied, Maximilian Prinz von, Reise nach



Brasilien. — Wiedersheim, R., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1909. — Zittel, K., Handbuch der Paläozoologie 1887—1890. — Derselbe, Grundzüge der Paläontologie 2. Bd. Neu bearbeitet von Broili, Koken, Schlosser 1911. — Zuntz und Löwy, Lehrbuch der Physiologie. Leipzig 1910.

## 2. Reptilien und Amphibien (vgl. a. S. 235/236).

Abel, O., Der Anpassungstypus von Metriorhynchus. Zentralbl. f. Mineralogie 1907, S. 225. — Agassiz, L., Contributions to the natural history of the United States. 1855. — Ahlborn, F., Über die Bedeutung der Heterozerkie und ähnlicher unsymmetrischer Schwanzformen schwimmender Wirbeltiere für die Ortsbewegung. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1895, LXI, S. 7. — Albertoni, Über die Wirkung des Viperngiftes. Untersuchungen z. Naturlehre d. Menschen u. d. Tiere v. Moleschott 1881, Bd. 12. — Anderson, An account of the eggs and youngs of the Gavial (*Gavialis gangeticus*). Proc. Zool. Soc. 1875. — Atiken, A. W., Trans. New Zealand. Zool. Inst. 1870, II, p. 87. — Babak, E., Über den Einfluß der Nahrung auf die Länge des Darmkanals. Biolog. Zentralbl. 23. Bd., 1903, S. 477 u. 519. — Baumeister, L., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Rhinophiden. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. 1908, Bd. 26, S. 423. — Derselbe, Zur Anatomie der vegetativen Organe der Rhinophiden. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. 1910, Bd. 30, S. 659. — Beddard, E. F., Notes upon the Tadpole of *Xenopus laevis* (*Dactylethra captivus*). Proc. Zool. Soc. London 1894, p. 101—107. — Bedriaga, J. v., Beobachtungen an Reptilien und Amphibien in der Gefangenschaft. Zoolog. Garten 1875, S. 82. — Derselbe, Zur Kenntnis der Farbenbildung bei den Eidechsen. Bull. de la Soc. Imper. des Nat. de Moscou T. LII, Nr. 3, Jahrg. 1877, S. 46—64. — Derselbe, Über die Entstehung der Farben der Eidechsen. Jena 1874. — Derselbe, Die Faraglioni-Eidechse. Heidelberg 1876. — Derselbe, Beiträge zur Kenntnis der Mauereidechsen. Archiv f. Naturgesch. 1877, Jahrg. 43, Bd. 1, S. 111—128. — Beer, Th., Die Akkommodation des Auges bei den Reptilien. Archiv d. Gesellsch. f. Physiologie 1898, Bd. 69, S. 507. — Derselbe, Die Akkommodation des Auges bei den Amphibien. Archiv d. Ges. f. Physiol. Bd. 73, S. 501. — Beneden, van, La Tortue franche (*Chelonia midas*) dans la mer du Nord, ses commensaux et ses parasites. Bull. de l'acad. roy. de Belgique 1859, 2. S. T. VI, p. 71. — Bert, C. R., Ass. France 1876, XXX, Nr. 21. — Biedermann, W., Über den Farbenwechsel der Frösche. Archiv f. d. ges. Physiol. (Pflügers Archiv) 1892, Bd. 51. — Bischoff, Über den Bau des Krokodilherzens, besonders von *Crocodilus lucius*. Joh. Müllers Archiv 1836. — Blanchard, Recherches anatomiques et physiol. sur le Système tegumentaire des Reptiles. Ann. des Sc. nat. IV. Ser. T. XV, 1861. — Bles, E. J., The Life-History of *Xenopus laevis* Daud. Trans. R. Soc. Edinburgh 1905, Vol. XLI, P. III (Nr. 31). — Böttger, O., Ein Kapitel über die Einwirkung von Klima und Boden auf die Tierwelt. Zoolog. Garten 1889, Jahrg. 30, S. 1 u. 33. — Bojanus, Anatomie testudinis europaeae. 1819—1821. — Boulenger, G. A., Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum. 1898, p. 1. — Derselbe, Reptilia and Batrachia. Fauna of Brit. Ind. 1890. — Derselbe, Catalogue of Snakes of British Museum. 1893. — Derselbe, Further Notes on the African Batrachians *Trichobatrachus* and *Gamposteonyx*. P. Z. S. 1901, II, 709. — Bradley, O. Chranock, The muscle of mastications and the movements of the skull in the Lacertilia. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. 1903, Bd. 18, S. 475. — Branea, W., Sind alle im Inneren von Ichthyosauriern liegenden Jungen ausnahmslos Embryonen? Abhandl. d. Akad. d. Wissensch. Berlin 1908. — Brandes, G. u. Schoenichen, W., Die Brutpflege der schwanzlosen Batrachier. Abhandl. d. Naturforschergesellsch. Halle 1901, Bd. 22, S. [373]—[461]. — Braun, M., Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten a. d. zool.-zootom. Inst. in Würzburg 1877, Bd. 4, S. 113. — Derselbe, Über die Haftorgane an der Unterseite der Zehen bei Anolis. Arbeiten a. d. zool.-zootom. Inst. Würzburg 1879, Bd. 5, S. 31. — Derselbe, *Lacerta bilfordi* und *Lacerta muralis*, zugleich ein Beitrag zur Reptilienfauna der kleinen Inseln des Mittelmeeres. Arbeiten a. d. zool.-zootom. Inst. Würzburg 1877, IV. — Brücke, C., Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Wiener Denkschr. 1852, S. 179. — Derselbe, Über die Mechanik des Kreislaufes bei den Schildkröten. Denkschr. d. Wien. Akad. 1852, Bd. 3, S. 335. — Brunner, H. L., On the cephalic veins and sinuses of reptiles with description of a mechanism for varying the venous blood-pressure in the head. Am. Journ. Anat. Baltimore 1907, XII, S. 1. — Buffa, P.,

Musculatura cutanea dei serpenti e locomozione. Atti Acc. Sc. Veneto-Trento-Istriano 1904, N. S. I. — B u c h h o l z, Über den Farbenwechsel der Chamäleone. Monatsbl. d. Berl. Akad. 1874, S. 298. — B ü r g e r, Otto, Die Brutpflege von *Rhinoderma darwini* D. B. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1905, Bd. 82, S. 230—251. — C o h n, L., Der Tentakelapparat von *Dactylethra calcarata*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 78, S. 620 bis 644. — C o p e, E. D., The Batrachia of North America. Bull. of the U. S. National Museum, Nr. 35. Smithsonian Institution Ser. Nr. 45. Washington 1889. — D e r s e l b e, The Crocodilians, Lizards and Snakes of North America. Annual Report of the Smithsonian Institution 1898. Washington 1900. — C z e r m a k, J., Über den schallerzeugenden Apparat von *Crotalus*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1857, Bd. 8, S. 294. — Clifford (Giftwirkung): Allbutt's System of Medicine Vol. II. London 1896. — D a l y, W. Mahon, A flying Snake. Journ. Bombay Soc. XII, p. 589. — D a r w i n, Journal of researches into the Geology and natural History of the various country, visited by H. M. S. Beagle 1839. — D e n i n g e r, Karl, Über das Fliegen fliegender Eidechsen. Naturwissensch. Wochenschr. 1910, Bd. 9, N. F., S. 25. — D o l l o, L., Origine de la tortue Luth. Bull. Soc. Bruxelles 1901. — D e r s e l b e, Les Allures des Iguanodons, d'après les empreintes des pieds et de la queue. Bull. Sc. France Belgique 1905, XL, p. 1. — D e r s e l b e, Les Dinosauriens adaptés à la vie quadrupède secondaire. Bull. Soc. Belge Geol. 1905, XIX, Mém. 444—448. — D e r s e l b e, L'audition chez les Ichthyosauriens. Bull. Soc. Geol. Bruxelles 1907, XXI, p. 157. — D u g è s, Recherches anatomiques et physiologiques sur la déglutition dans les Reptiles. Ann. des Sc. nat. 1827, T. 12, p. 337. — D u m é r i l et B i b r o n, Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles. Paris 1834 bis 1854. — D u r r h a m, Edith, Notes on the feeding of egg-eating Snake (*Dasypeltis scabra*). Proc. of Zool. Soc. of London 1896, p. 715. — D ü r i g e n, Deutschlands Amphibien und Reptilien. 1897. — E c k e r-Wiedersheim. Anatomie des Frosches. — E i m e r, Zoologische Studien auf Capri, II. *Lacerta muralis coerulea*, ein Beitrag zur Darwinischen Lehre. Leipzig 1873/1874. — D e r s e l b e, Untersuchungen über das Variieren der Mauereidechse; ein Beitrag zur Theorie von der Entwicklung aus constitutioneller Ursache, sowie zum Darwinismus. Archiv f. Naturgeschichte 1881, Jahrg. 47, Bd. 1, S. 239—517. — D e r s e l b e, Neue Beobachtungen über das Variieren der Mauereidechse. Amtl. Bericht d. 50. Versamml. deutscher Naturforscher u. Ärzte in München 1877, S. 180/181 (nebst Diskussion). — E m e r s o n, E. T., General anatomy of *Typhlomolge Rathbuni*. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 1905, Vol. 32, Nr. 3. — E m i n P a s c h a und S t u h l m a n n, F., Zur Biologie des afrikanischen Krokodils. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für System usw. 1891, S. 546—548. — E n g e l m a n n, W., Die Hautdrüsen des Frosches. Pflügers Archiv für Physiologie Bd. 5 und 6. — F i s c h e r, v., Ein körnerfressendes Reptil. Zoologischer Anzeiger XI, S. 115. Zoolog. Garten XXVI, 269; XXVII, 146; XXVIII, 235. — F i s c h e r, G. J., Die Gehirnnerven der Saurier; anatomisch untersucht 1853. — F o r b e s, Observations on the Incubation of the Indian Python (*Python malurus*) with special regard to the alleged Increase of Temperature during that process. Proc. of Zool. Soc. of London 1881. — F r a a s, E., Reptilien und Säugetiere in ihren Anpassungen an das marine Leben. Jahresh. d. Vereins f. vaterl. Naturkunde 1905, S. 347. — F r i t s c h, C., Experimentelle Studien über die Regeneration des Gliedmaßenskeletts der Amphibien. Zoolog. Jahrb., Abt. f. allgem. Zoologie u. Physiologie der Tiere 1911, Bd. 31, Heft 3, S. 371—472. — G a d o w, Hans, On the remains of some gigantic Land-Tortoises, and of an extinct Lizard recently discovered in Mauritius. Trans. Zool. Soc. 1894, XIII, p. 313. — D e r s e l b e, Amphibia and Reptiles. The Cambridge Natural History 1901, Vol. III. — D e r s e l b e, Isotely in Coralsnakes. Zoolog. Jahrb., Abt. f. System, Geogr. usw. 1911, Bd. 31, S. 1—24. — G a g e, Simon, H., Pharyngeal respiration in the Soft-shelled Turtle. Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci. 1884, p. 316. — G a g e, Simon H. und S u s a n n a P h e l p s, Aquatic respiration in Soft-shelled Turtles. Amer. nat. Ort. 1886, XX, p. 233. — G a u p p, E., Der Atmungsmechanismus beim Frosch. Archiv f. Anat. u. Physiol. An. Abt. 1896. — G e g e n b a u r, C., Über das Gliedmaßenskelett der Enaliosaurier. Jen. Zeitschr. 1870, Bd. 5, S. 154. — G ö l d i, E. A., Description of *Hyla resinificatrix* Goeldi, a new Amazonian tree-frog peculiar for its breeding habits. P. Z. S. 1907, p. 135—140. — G ö p p e r t, E., Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. Morph. Jahrb. 1899, Bd. 26 u. 28. — G r e i l, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierherzens. Morph. Jahrb. 1903. — G ü n t h e r, A., The reptils of British India, 1864. — D e r s e l b e, Brit. Mus. London 1877. — D e r s e l b e, Description of the living and extinct Races of gigantic Land-Tortoises. Philos. transact. of the royal Society of London 1875, Vol. 165, p. 251. — H a a s e, A., Haft-



- organe der Geckotiden. Archiv f. Naturgesch. 1900, Bd. 66, S. 321. — Hagmann, Gottfried, Die Eier von *Caiman niger*. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Systematik 1902, Bd. 16, S. 405. — Derselbe, Die Eier von *Gonatodes humeralis*, *Tupinambis nigropunctatus* und *Caiman sclerops*. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Systematik 1906, Bd. 24, S. 307. — Derselbe, Die Reptilien der Insel Mexiana. Zoolog. Jahrb. 1909, Bd. 28, S. 473. — Hager, K., Die Kiefern Muskeln der Schlangen und ihre Beziehungen zu den Speicheldrüsen. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. 1905, Bd. 22. — Hay, Amer. Natural. 1898, XXXII, p. 929. — Heinemann, Über den Respirationmechanismus der *Rana esculenta* und die Störungen desselben nach Durchschneidung der Nervi vagi. Virchows Archiv 1861, Bd. 22. — Hempelmann, Friedrich, Der Frosch. Zugleich eine Einführung in das praktische Studium des Wirbeltierkörpers. Leipzig 1908. — Hochstetter, T., Über die Art und Weise, wie die europäische Sumpfschildkröte ihre Eier ablegt und wie die Jungen dieses Tieres das Ei verlassen. Ber. Naturw.-med. Verein. Innsbruck 1905/06, XXX. — Hoffmann, K. C., Amphibien in Bronns Klassen u. Ordn. 1873—1878. — Home, E., Observations to show that the progressive motion of snakes is partly performed by means of the ribs. Philos. Transact. 1812, p. 163. — Hyrth, J., Über normale Querteilung der Saurierwirbel. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien 1852, Bd. 4, S. 185. — Jäkel, O., Über die Klassen des Tetrapoden. Zoolog. Anz. 1909, Bd. 34, Nr. 7/8, S. 193. — Derselbe, Über das System der Reptilien. Zoolog. Anz. 1910, Bd. 35, S. 324. — Jones, D., Investigations chemical and physiological relative to certain american vertebrata. Smiths Contrib. to Knowledge 1856, Vol. VIII. — Jourdain, Description d'un appareil dentaire particulier appartenant à la colonne vertébrale, découvert dans le *Coluber scaber*. L'institut 1833, T. I, p. 214, 222. — Kammerer, P., Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von *Salamandra atra* und *maculosa*. Archiv für Entwicklungsmechanik 1903, Bd. 17. — Derselbe, Über die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarven von Alter, Entwicklungsstadium und spezifischer Größe. Archiv für Entwicklungsmechanik 1905, XIX, S. 148—180. — Derselbe, Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) und Laubfrosch (*Hyla arborea*). Archiv für Entwicklungsmechanik 1906, XXII, S. 48—140. — Derselbe, Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungsfähigkeit bei der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) und Laubfrosch (*Hyla arb.*). Ebenda 1906, Bd. 22. — Derselbe, Vererbung erzwungener Farbveränderungen. I. u. II. Mitteilung: Induktion von weiblichem Dimorphismus bei *Lacerta muralis*. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen 1910, Bd. 39, Heft 3 u. 4. — Derselbe, Vererbung erzwungener Fortpflanzungsveränderungen bei Reptilien. Vortrag vor dem 8. internat. Physiologenkongr. — Derselbe, Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften durch Züchtung. 12. Flugschr. d. Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde. Berlin 1910. — Derselbe, Über künstliche Tier-nigrinos. Verhdl. d. k. k. zool.-botan. Gesellsch. Wien 1907, Bd. 57, S. (134), (136). — Derselbe, Künstlicher Melanismus bei Eidechsen. Zentralbl. f. Physiol. 1906, Bd. 20, S. 261—263. — Derselbe, Experimentell erzielte Übereinstimmungen zwischen Tier- und Bodenfarbe. Verhdl. d. k. k. zool.-botan. Gesellsch. Wien, Bd. 58. — Kammerer, Ch., Eine Skoglienfahrt. Zoologischer Beobachter 1910, S. 321 und 361. — Kathariner, L., Die Mechanik des Bisses der solenoglyphen Giftschlangen. Biologisches Zentralblatt XX, S. 45. — Derselbe, Über Bildung und Ersatz der Giftzähne bei Giftschlangen. Zoologisches Jahrbuch, Anatomie 1897, Bd. 10, S. 55. — Derselbe, Über den Verdauungskanal und die Wirbelzähne von *Dasypeltus scabra* Wagler. Zoologisches Jahrbuch, Anat. 1898, Bd. 11, S. 501. — Derselbe, Die Nase der im Wasser lebenden Schlangen als Luftweg und Geruchsorgan. Zoolog. Jahrb., Systematik, Bd. 13, S. 415. — Kerbert, C., Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. Archiv f. mikroskop. Anat. 1877, Bd. 13, S. 204. — Keller, Archiv f. Physiol. 1895, XI, S. 123. — Klunzinger, Über einige eigentümlich gefärbte und gezeichnete, besonders melanische Grasfrösche. Ber. d. Senckenbergischen Naturforschergesellsch. in Frankfurt a. M. 1906. — Derselbe, Über Funde von schwarzen Grasfröschen. Verhandl. d. Deutschen zoolog. Gesellsch. 1908, S. 230—234. — Knauth, Zur Biologie der Batrachier. Zoolog. Anz. 1892. — Knight, Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. [1870/1871.] 1872, Vol. XIV, p. 16. — Krefft, P., Das Terrarium. Ein Handbuch der häuslichen Reptilien- und Amphibienpflege. Berlin 1908. — Kükenthal, W., On the hair-like appendages in the frog *Astylosternus robustus* (Blgr.) Bull. of Comparative Zoology at Harvard Collge 1912, Vol. LIII, Nr. 9. — Leeuwen, Dr. van, Über die Aufnahme der Spermato-phoren bei *Salamandra maculosa*. Zool. Anz. 1907, Bd. 31, S. 649—653. — Lehrs, Phil.,

Studien über die Abstammung und Ausbreitung in den Formenkreisen der Gattung *Lacerta* und ihre Verwandten. *Zoolog. Jahrb., Abt. f. Systematik* 1909, Bd. 28, S. 1. — *Lenz*, Schlangenkunde. Gotha 1882. — *Leydig*, Fr., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien 1853. — *Derselbe*, Über Organe eines sechsten Sinnes. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Haut bei Amphibien und Reptilien. *Verhandl. d. kaiserl. Leop.-Carol.-Akad. Halle* 1868, Bd. XXXIV. — *Derselbe*, Die in Deutschland lebenden Saurier. 1872. — *Derselbe*, Zur Kenntnis der Sinnesorgane bei den Schlangen. *Archiv f. mikroskop. Anat.* 1872, Bd. 8. — *Derselbe*, Über die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. *Archiv f. mikroskop. Anat.* 1873, Bd. 9, S. 598. — *Derselbe*, Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Bonn 1876. — *Derselbe*, Die neueren Batrachier. 1877. — *Derselbe*, Über den Bau der Zehen und die Bedeutung des Fersenhöckers. *Morph. Jahrb.* 1877, II. — *Derselbe*, Über einheimische Schlangen. *Zoologische und anatomische Bemerkungen*. *Abhandl. d. Senckenbergischen Naturforschergesellschaft*. 1883. — *Liebert*, J., Die Metamorphose des Froschmundes. *Inaug.-Diss.* Leipzig 1894. — *Lönnberg*, E., On the adaptations to a molluscivorous diet in *Varanus niloticus*. *Arkiv f. Zoologie* I, S. 65. — *Derselbe*, On some points of relation between the morphological structure of the intestine and the diet of Reptiles. *Bihang Svenska Vet. Akad. Handlingar* 1902, Bd. 28, Afd. 4. — *Lönnberg*, E. and *Anderson*, L. G., A new lizard and a new frog from Paraná. *Arkiv för Zoologie* 1910, Bd. 6, Nr. 9. — *Loos*, A., Über Degenerationserscheinungen im Tierreich, besonders über die Reduktion des Froschlarvenschwanzes und die im Vorbereiche desselben auftretenden histolytischen Prozesse. *Ref. von Brandes im Biolog. Zentralbl.* I. III. 1891. — *Matthes*, P., Zur Morphologie der Mesenterialbildungen bei Amphibien. *Morph. Jahrb.* 1895, S. 256—288. — *Magnan*, A., Extraction des pigments chez les Batraciens. *Comptes rendus Ac. Sc.* (1907), CXLIV, S. 1068. — *Marno*, Das Nilkrokodil. *Zoolog. Garten* 1874, S. 31. — *Meckel*, Über den Darmkanal der Reptilien. In seinem *Archiv f. Physiol.* 1817, Bd. 3, 1819, Bd. 5. — *Meckel*, J. F., Über die Kopfdrüsen der Schlangen. *Archiv f. Anat. u. Physiol.* 1826. — *Mehely*, L. v., Beiträge zur Kenntnis der Engystomatiden von Neu-Guinea. *Termeszet. Füzetek* 1901, XXIV, S. 216—271. — *Derselbe*, Investigation on Paraguayan Batrachians. *Ann. Mus. Nat. Hung.* 1904, II, S. 207—233. — *Derselbe*, *Archaeo- u. Neolacerten*. *Ann. Hist. Mus. Nat. Hung.* Budapest 1907, V, p. 469 u. 1909. — *Milani*, A., Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. *Zoolog. Jahrb., Anat.* 1894, Bd. 7, S. 445 u. 1897, Bd. 10, S. 156. — *Miram*, Beiträge zur Naturgeschichte der Sumpfschildkröte, *Emys europaea*. *Bull. de la Soc. imp. de Moscou* 1857, T. I, p. 482 (Eiablage). — *Mitschel*, W., Researches upon the Venom of Rattlesnake. *Smiths. Contrib. to knowledge*. Washington 1861. — *Müller*, H., Über das Auge des Chamäleons mit vergleichenden Bemerkungen, in seinen gesammelten und hinterlassenen Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. 1872, S. 145. — *Müller*, Joh., Über eine eigentümliche Bewaffnung des Zwischenkiefers der reifen Embryonen der Schlangen und Eidechsen. *Müllers Archiv* 1841. — *Natale*, *Giuseppe de*, Ricerche anatomiche sullo scincio variegato in rapporto ai principali d'organizzazione dei rettili. *Memorie della R. Accademia delle scienze di Torino* 1852, T. XII, 2. Ser. — *Nitsch*, C. L., Über die Bewegung des Oberkiefers der eidechsenartigen Amphibien. *Deutsches Archiv f. Physiol.* 1822, Bd. 7, S. 68. — *Norman*, W. W., Remarks on the San Marcos Salamander, *Typhlomolge rathbuni* Stejneger. *Amer. Nat.* XXXIV, p. 179—183. — *Nusbaum*, J., Ein Fall von Viviparität beim *Proteus anguineus*. *Biologisches Zentralblatt* 1907, Bd. 27, S. 370—375. — *Ord*, On the habits of the Box Tortoises of United States of America. *Proc. Linn. Soc.* 1841, I, p. 116. — *Osborn*, H. F., The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *Mem. Amer. Mus. of Nat. Hist.* 1903, Vol. I, Part VIII. — *Owen*, R., *Odontography*. London 1840—1845. — *Derselbe*, On the development and Homologies of the carapace and Plastron of the Chelonian Reptiles. *Philos. Transactions of the royal society of London* 1849, T. I, p. 151. — *Parker*, G. H., The Influence of Light and Heat of the Movement of the Melanophore Pigment, especially in Lizards. *Journ. Experiment Zool.* 1906, Vol. XIII, Nr. 3. — *Peracca*, M. G., Sul fatto dei due distinte dentizioni in *Tiliqua scincoides*. *Boll. Mus. Torino* 1895, X, Nr. 217. — *Perrault*, Description anatomique d'une grande Tortue des Indes. *Mém. de l'Acad. des Sc.* 1732, III, p. 183. — *Peters*, W., Über das Vorkommen schildförmiger Verbreiterungen bei Schlangen. *Sitzungsber. d. Gesellschaft naturf. Freunde*. Berlin 1881. — *Pouchet*, *Journal de l'anatomie et physiologie* 1872, p. 401. — *Powers*, J. H., Morphological Variation and its Causes in *Amblystoma*



tigrinum. Studies. Laborat. Univ. Nebraska. 1907, p. 1—76. — R a b l - R ü c k h a r d, Das Zentralnervensystem des Alligators. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 1878, Bd. 30, S. 336. — R e e s e, A. M., The breeding habits of the Florida Alligator. Washington. Smiths. Miscell. Collect. Quart. LXVIII, 1907, p. 381. — D e r s e l b e, Development of the Brain of the American Alligator. The Paraphysis and Hypophysis. Smiths. Miscell. Collect. 1910, Vol. 54, Nr. 1922. — R e h, Zwei Erbfehler in zoologischen Lehrbüchern. Naturwissensch. Wochenschr. 1910, N. F., Bd. 9, S. 203—204. — R i t t e r, W. E. und M i l l e r, L., A contribution of the life history of *Autodax lugubris* Hallow, a Californian Salamander. Amer. Nat. XXXIII, p. 691—704. — R i t t e r, W. E., Further Notes on the habits of *Autodax lugubris*. Amer. Nat. XXXVII, p. 883—886. — R ü t i m e y e r, L., Über den Bau von Schädel und Schale bei lebenden und fossilen Schildkröten. Verhandl. d. Naturforschergesellsch. in Basel 6. T., 1. Heft. — S a b a t i e r, Observations sur les transformations du Système aortique dans la série des Vertébrés. Ann. des Sc. nat. Zool. Ser. 5, 1874. — S a n t a S i r e n a, Über den Bau und die Entwicklung der Zähne bei den Amphibien und Reptilien. Verhandl. d. phys.-med. Gesellschaft. Würzburg 1871, N. F., Bd. 2. — S a r a s i n, Über den Tentakel von *Ichthyophis glutinosa*. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde. Berlin 1889. — S a r a s i n, P. u. F., Einige Punkte aus der Entwicklungsgeschichte von *Ichthyophis glutinosa*. Zoolog. Anz. X, S. 194 ff. — D i e s e l b e n, Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der zeylonischen Blindwühle *Ichthyophis glutinosa*. Wiesbaden 1887—1890. — S a v i l l e K e n t, W., Bipedal locomotion among existing Lizards. Proc. Intern. Congr. Zool. 1898, p. 168. — D e r s e l b e, Observations on the frilled lizard, *Chlamydosaurus Kingi*. Proc. roy. Soc. of London 1895, p. 712. — S c l a t e r, Notes on the Incubation of *Python sebae*, as observed in the Society's Gardens. Proc. of Zool. Soc. of London 1869. — S c h u l z, P., Über die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. Archiv f. mikroskop. Anat. 1889, Bd. 34. — S h e l f o r d, A note on „flying Snakes“. Proc. of roy. Soc. of London 1906, I, p. 227. — S i e d l e c k i, M., Zur Kenntnis des javanischen Flugschnecken. Biolog. Zentralbl. 1909, Jahrg. 29, S. 704—737. — S l u i t e r, E. P., Über den Eizahn und die Eischwiele einiger Reptilien. Morph. Jahrb. 1893, XX, S. 75. — S t e c k e r, A., Zur Kenntnis des Carpus und Tarsus bei Chamäleon. Sitzungsbericht d. Akad. d. Wissensch. Wien 1877, Bd. 75, 1. Abt. — S t e h l i, Georg, Über die Beschuppung der Reptilien. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. 1910, Bd. 46, S. 737 bis 800. — S t i e d a, L., Über den Bau des zentralen Nervensystems der Schildkröte. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 1875, Bd. 35, S. 361. — S t e r n f e l d, R., Mimikry bei afrikanischen Schlangen. Sitzungsbericht d. Gesellsch. naturf. Freunde. Berlin 1908, S. 89. — S t u d i a t i, Miscellanea di osservazioni zootomiche sulla causa di cambiamento di colore nelle pelle del *Chamaeleon africanus*. Mem. dell. R. Acad. di Torino 1854, Ser. II, T. XV. — T a s c h e n b e r g, O., Die giftigen Tiere. Stuttgart 1909. — T h i l e n i u s, Morph. Jahrb. 1897, VII, S. 575. — T i e d e m a n n, Über die Speicheldrüsen der Schlangen. Denkschrift der Akad. d. Wissensch. zu München 1813. — T ö l g, F., Beiträge zur Kenntnis drüsenartiger Epidermoidalorgane der Eidechsen. Arb. Zool. Inst. Wien XVI, S. 1. — T o m m a s i n i, O. v., Blätter für Aquarien- und Terrarienkunde XVI, Heft 21—24. — T o m e s, Ch. S., One the structure and development of the teeth of *Ophidia*. Philos. Transact. 1875, Vol. 165, p. 297. — T o r n i e r, G., Ein Eidechschenschwanz mit Saugscheibe. Biol. Zentralbl. XIX, S. 549. — D e r s e l b e, Bau und Betätigung der Kopflappen und Halsluftsäcke bei Chamäleon. Zoolog. Jahrb., Anat. (1905), XXI, S. 1. — D e r s e l b e, *Pseudophryne vivipara* n. sp., ein lebendig gebärender Frosch. Sitzungsbericht d. Akad. d. Wissensch. Berlin 1905, XXXIX, S. 855—857. — D e r s e l b e, Experimentelles über Erythrose und Albinismus. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde. Berlin 1907, S. 81. — D e r s e l b e, Nachweis über Entstehen von Albinismus. Melanismus und Neotenie bei Fröschen. Zoolog. Anz. 1908, Bd. 32, S. 284—288. — D e r s e l b e, Über experimentell erzeugte dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmaßen von Molchen. Zoolog. Anz. XX, S. 356—361. — T r e v i r a n u s, Über die Harnwerkzeuge und die männlichen Zeugungsteile der Schildkröten überhaupt und besonders der *Emys serrata*. Treviranus Zeitschr. f. Physiol. 1827, Bd. 2, S. 184. — V e r s l u y s, J., Die mittlere und äußere Ohrsphäre der Lacertier und Rhynchocephalen. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. 1899, Bd. 12. — D e r s e l b e, Die Salamander und die ursprünglichen vierbeinigen Landwirbeltiere. Naturwissensch. Wochenschrift 1909, N. F., Bd. 8, Nr. 3, S. 33—42. — D e r s e l b e, Streptostylie bei Dinosauriern. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere 1910, Bd. 30, S. 171. — V i s, de, Proc. of Linn. Soc. of N. S. W. 1883, VIII, p. 300. — V o e l t z k o w, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwicklung der äußeren Körper-

form von *Crocodylus madagascariensis*. Abhandl. Senckenberg. Gesellsch. XXVI. — Wall, J., On the differences in the physiological effects produced by the poisons of certain species of indian venomous Snakes. Proc. of roy. Soc. London 1881, Vol. XXXII, p. 333. — Wall, F. A., Monograph of the Sea Snakes. Mem. Ass. Soc. Bengal 1909, II, Nr. 8, p. 169. — Weinland, Über den Eizahn der Ringelnatter. Württembergische Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturkunde 1856. — Weitlaner, F., Eine Untersuchung über den Haftfuß des Geckos. Verhandl. zool.-botan. Gesellschaft. Wien 1902, 52, S. 328. — Werner, F., Studien über Konvergenzerscheinungen im Tierreich. Biolog. Zentralbl. 1893, Bd. 13, S. 471 u. 571. — Derselbe, Zweiter Beitrag zur Herpetologie von Ost-Algerien. Verhandl. zool.-botan. Gesellschaft. Wien 1894. — Derselbe, Über Brutpflege bei den Amphibien. Verhandl. d. k. k. zool.-botan. Gesellschaft. Wien 1894, Bd. 48, S. 11—14. — Derselbe, Über sekundäre Geschlechtsunterschiede bei Reptilien. Biolog. Zentralbl. 1895, Bd. 15, S. 125. — Derselbe, Über Hörnerbildungen bei Reptilien. Verhandl. deutsch. Naturforscher. Meran 1905, S. 202. — Derselbe, Reptilien und Amphibien. Sammlung Göschen 1908. — Derselbe, Amphibien und Reptilien. Naturw. Wegweiser. Stuttgart 1909/1910, Bd. 15 u. 16. — Derselbe, in L. Schulzes zool. u. anthrop. Ergebnisse einer Forschungsreise usw. 4 Bd. 2. Lfg. Jen. Denkschrift 1910, Bd. 16, S. 316. — West, S. S., On the buccal glands and teeth of certain poisonous Snakes. Proc. of roy. Soc. of London 1895. — Derselbe, On the histology of salivary, buccal and Harderian Glands of the Colubridae usw. — On two little-known opisthognathous Snakes. J. Linn. Soc. 1896, XXV, p. 419; 1898, XXVI, p. 517. — Wiedersheim, Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biolog. Zentralbl. 1900, Bd. 20, S. 304—316 u. 321—342. — Wolterstorff, W., Über die Neotenie der Batrachier. Zoolog. Garten 1896, XXXVII, S. 327—337. — Wymann, The mode of formation of the rattle of the Rattlesnake. Proc. of the Boston Soc. of Nat. hist. 1861—1862, Vol. VIII, p. 121. — Zander, A., Einige transkaspische Reptilien. Zoolog. Garten 1895, S. 210 u. 232. — Zeller, Über die Befruchtung bei den Urodelen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1890, XLIX. — Derselbe, Zur Neotenie der Tritonen. Jahreshft d. Vereins f. vaterl. Naturkunde. Württemberg 1899.

### 3. Vögel.

Abel, O., Die Vorfahren der Vögel und ihre Lebensweise. Verhandl. d. k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft Wien, Jahrgang 1911, S. 144—191. — Ahlborn, F., Zur Mechanik des Vogelfluges. Abhandlungen auf dem Gebiete der Naturwissenschaft. Herausgegeben v. Naturw. Verein Hamburg 1896, Bd. 14. — Alléon et Vian, Des Migrations des oiseaux de proie sur la Bosphore. Rev. et Mag. de Zool. 1869/1870. — Altum, B., Der Vogel und sein Leben. Münster 1868. — Derselbe, Über die Farben der Vogelfedern im allgemeinen und über das Schillern insbesondere. Naumannia 185, S. 293. — Derselbe, Über den Bau der Federn als Grund ihrer Färbung. Journ. f. Ornithol. 1854, S. 19—35. — Baer, Max, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Atemwerkzeuge der Vögel. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Leipzig 1896, Bd. 61, S. 420—498. — Ludwig Ferdinand, Prinz von Bayern. Über Endorgane der sensiblen Nerven in der Zunge der Spechte. Sitzungsbericht. Akad. d. Wissensch. München 1884, Bd. 14. — Beebe, C. W., The bird its form and function. The Americ. Nature Series. Group II. Westminster 1907. — Beer, Th., Studien über die Akkommodation des Vogelauges. Archiv für die gesamte Physiologie 1892, Bd. 53. — Bernd, A. H., Die Entwicklung des Pekten im Auge des Hühnchens usw. Medizinische Dissertation Bonn 1905. — Blochmann und Hausen, Ist der Pekten des Vogelauges ein Sinnesorgan? Biologischer Anzeiger Bd. 31, S. 150 (Literatur!). — Botezat, E., Die Nervenendapparate in den Mundteilen der Vögel. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1906, Bd. 84. — Braun, Fritz, Der Vogelzug. Journal für Ornithologie 1898, 46. Jahrg. und 1899, 47. Jahrg. — Derselbe, Noch einmal der Vogelzug. Ebendasselbst 1900, 48. Jahrgang. — Braun, M., Die Entwicklung des Wellenpapageis (*Melopsittacus undulatus*). Arbeiten des zool.-zootom. Inst. Würzburg 1879, Bd. 5. — Brehm, A. E., Reiseskizzen aus Nordostafrika. Naumannia 1851. — Canfield, W. B., Vergleichend anatomische Studien über den Akkommodationsapparat des Vogelauges. Archiv mikroskop. Anat. 1886, Vol. 28. — Dahl, Blumenbesuchende Vögel des Bismarckarchipels. Verhandl. d. Gesellschaft. naturw. Freunde, S. 106—113. — Davies, H. R., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder. Morph. Jahrb. 1888, Bd. 14, S. 20—24. — Derselbe, Zur Entwicklung



der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentalgebilden. *Morph. Jahrb.* 1889, Bd. 15. — Deichler, Chr., Der Vogelzug. *Journ. f. Ornith.* 1900, 48. Jahrg. — Denisenko, G., Über den Bau und die Funktion des Kammes (Pekten) im Auge der Vögel. *Archiv mikroskop. Anat.* 1881, Vol. 19. — Dixon, In Seebohm's History of British Birds. London 1884. — Dürst, U., Pathologische Difformation als gattungs-, art- und rassebildender Faktor. I. Mechanische, anatomische und experimentelle Studien über die Morphologie des Schädels von Angehörigen der Gattung *Loxia*. Mitteil. d. Naturforschergesellschaft Bern 1909 (Sep.). — Duncker, Herm., Wanderzug der Vögel. Jena 1905. — Dönitz, Über die Halswirbelsäule der Vögel aus der Gattung *Plotus*. *Archiv f. Anat. u. Physiol.* 1873, S. 357—360. — Eckardt, W. R., Vogelzug und Vogelschutz. Leipzig 1909. (Aus Natur und Geisteswelt.) — Derselbe, Über die Entstehung des Vogelzuges. *Journ. f. Ornith.* 1909. — Eimer, G., Über die Zeichnung der Vogelfeder. *Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie* 1887, S. 379. — Fraisse, P., Über Zähne bei Vögeln. *Physik.-med. Gesellsch. Würzburg* 1880. — Franz, V., Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges. *Biolog. Zentralbl.* 1907, Bd. 27. — Derselbe, Das Pekten, der Fächer, im Auge der Vögel. *Biol. Zentralbl.* 1908, Bd. 28. — Derselbe, Der Fächer im Auge der Vögel. *Verhandl. d. Deutsch. zool. Gesellsch.* 1908. — Derselbe, Versuch einer biologischen Würdigung des Vogelauges. Ebendasselbst 1909. — Derselbe, Das Vogelauge. *Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog.* 1909, Bd. 28, Heft 1, S. 1—282. — Fürbringer, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Jena u. Amsterdam 1888. — Gadow, H., On the colour of feathers as affected by their structure. *Proc. Zool. Soc.* 1882, p. 409 bis 421. — Derselbe, On the suctorial apparatus of the Tenuirostres. *Proc. Zool. Soc. London* 1883, p. 62—69. — Derselbe und Selenka, Vögel in Bronus Klassen und Ordnungen. Leipzig 1891, Bd. 6, Abt. 4. — Gätke, Die Vogelwarte Helgoland. Braunschweig 1900, 3. Aufl. — Giebel-Nitzsch, Die Zunge der Vögel und ihr Gerüst. *Zeitschr. d. ges. Naturwissensch.* 1858, Bd. 11, S. 19—51. — Gräser, K., Der Zug der Vögel. Berlin 1904. — Häcker, V., Untersuchungen über die Zeichnung der Vogelfedern. *Zoolog. Jahrb.* (1888), Bd. 3, S. 309—316. — Derselbe, Über die Farben der Vogelfedern. *Archiv mikroskop. Anat.* 1890, Bd. 35, S. 68—86. — Derselbe, Der Gesang der Vögel, seine anatomischen und biologischen Grundlagen. Jena 1900. — Derselbe, Über Föhn und Vogelzug. *Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch.* 1904. — Häcker, V. und Meyer, G., Die blaue Farbe der Vogelfedern. *Zoolog. Jahrb., Abt. f. Systematik* 1901, Bd. 15. — Heinroth, O., Beobachtungen bei einem Einbürgerungsversuch mit der Brautente (*Lamprolaima sponsa* [L]). *Journ. f. Ornith.* 1910, S. 101—156. — Derselbe, Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Bericht über den 5. internat. Ornithologenkongr. Berlin 1910, S. 589—702. — Heinroth, M., Zimmerbeobachtungen an seltener gehaltenen europäischen Vögeln. Bericht über den 5. internat. Ornithologenkongr. Berlin 1910, S. 703—764. — Helm, Fr., Betrachtungen über die Beweise für die Höhe und Schnelligkeit des Wanderfluges der Vögel. *Journ. f. Ornith.* 1900, Bd. 48 u. 1901, Bd. 49. — Derselbe, Über den Zug der Vögel nach Alter und Geschlecht. *Journ. f. Ornith.* 1903, Jahrg. 51 u. 1904, Jahrg. 52. — Heß, C., Untersuchungen über das Sehen und die Pupillenreaktion von Tag- und Nachtvögeln. *Archiv f. Augenheilkunde* 1908, Bd. 59. — Derselbe, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Akkommodationsvorganges. Ebendasselbst 1909, Bd. 62. — Heß, C. und Heine, L., Arbeiten aus dem Gebiet der Akkommodationslehre. IV. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Akkommodation auf den intraokularen Druck, nebst Beiträgen zur Kenntnis der Akkommodation bei Säugetieren. *Archiv f. Ophthalm.* 1898, Bd. 56, Jahrg. 44. — Köpert, Die Ankunft unserer Zugvögel in ihrer Abhängigkeit von der Phenologie ihrer Nahrungstiere und der Nahrungspflanzen. *Naturwissenschaftl. Wochenschr.* 1905, Nr. 8. — Kölliker, A., Über die Entstehung des Pigments in den Oberhautgebilden. *Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie* 1887, Bd. 45, S. 713—720. — Krukenberg, K. W., Die Farbstoffe der Federn. Vergleichende physiolog. Studien. Heidelberg, I. Reihe: Abt. V, S. 72—92; II. Reihe: Abt. I, S. 151—171 u. Abt. II. — Leiber, A., Vergleichende Anatomie der Spechtzunge. *Zoologica* 1907, Heft 51. — Leydig, Über den Bau insbesondere die Vaterschen Körperchen des Schnabels der Schnepfe. *Archiv f. mikroskop. Anat.* (1868), Bd. 4, S. 195. — Lilienthal, O., Der Vogelflug als Grundlage der Fliegekunst. München u. Berlin 1910. — Lucanus, Fr. v., Die Höhe des Vogelzuges auf Grund aeronautischer Beobachtungen. *Verhandl. d. 5. internat. Zoologenkongr. zu Berlin* 1901. — Derselbe, Die Höhe des Vogelzuges und seine Richtung zum Winde. *Reichenows Ornith. Monatsber.* 1903. — Derselbe, Die

Höhe des Vogelzuges. Bericht d. 5. internat. Ornithologenkongr. Berlin 1910. — Lucas, A. T., The Tongues of Birds. Rep. of U. S. Nat. Mus. f. 1895. Washington 1897, p. 1003—1020. — Derselbe, The humming birds. Rep. of U. S. Nat. Mus. f. 1890. Washington 1891. S. 253—383. — Derselbe, The food of humming birds. The Auk. X, 1893, S. 311—315. — Marey, Le vol des oiseaux. Paris 1890. — Marschall, W., Die Spechte. Zool. Vorträge, Heft 2. Leipzig 1889. — Derselbe, Der Bau der Vögel. Leipzig 1895. Webers Naturwissenschaftliche Bibliothek. — Derselbe, Die knöchernen Schädelhöcker der Vögel. Niederländisches Archiv f. Zoolog. 1872, Bd. 1 (Sep.). — Menz bier, Die Zugstraßen der Vögel im europäischen Rußland. Bull. de la Soc. des Naturalistes Moscou 1886, T. LXII. — M i d d e n d o r f, A. v., Die Isepiptesen von Rußland. Mém de l'Acad. de Sc. St. Petersbourg 1855. Sc. nat. 6. Ser., T. VIII. — M i h a l k o w i e s, V., Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges. Archiv f. mikroskop. Anat. 1873, Bd. 3. — M i l n e - E d w a r d s, A., Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de France. Paris 1867/68. — Müller, The air-sacs of pigeons. Smithsonian Miscellaneous Collections (4th issue) 1908. Vol. 50, S. 365. — Müller, Joh., Über zwei verschiedene Typen in dem Bau der erektilen männlichen Geschlechtsorgane bei den straußartigen Vögeln und über die Entwicklungsformen dieser Organe unter den Wirbeltieren überhaupt. Abhandl. d. Akad. d. Wissensch. Berlin 1836 (1838). — Naumann, Naturgeschichte der Vögel Deutschlands. — N i t s c h, C. L., Über die Bewegung des Oberkiefers. Deutsches Archiv f. Phys. 1816, Bd. 2, S. 361 u. 470; 1817, Bd. 3, S. 384. — Derselbe, System der Pterylographie. Herausgegeben von Burmeister. Halle 1840. — N o p c s a, F., Ideas on the origin of flight. Proc. Zool. Soc. London 1907, p. 222—236. — P a l m é n, Über die Zugstraßen der Vögel. Leipzig 1876. — P a r r e i d t, R., Beiträge zur Anatomie des Auges von Eudytes chrysocome und zur Entwicklung des Pecten im Vogelauge. Inaug.-Diss. Leipzig 1901. — P f l u g k, A. v., Über die Akkommodation des Auges der Taube. Wiesbaden 1906. — Q u e l c h, J. J., On the habits of the Hoatzin. Ibis 1890, p. 327—335. — R a b l, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1898, Bd. 65. — R e i c h e n o w, A., Die Kennzeichen der Vögel Deutschlands. Neudamm 1902. — S c h a f f e r, J., Sperrvorrichtungen an den Zehen der Vögel. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1903, Bd. 73, S. 377. — S c h u l z, F. E., Über die Luftsäcke der Vögel. Verhandl. d. 8. internat. Zoologenkongr. zu Graz. Jena 1912, S. 446—482. — S p i l l, Fernrohrbeobachtungen über den Wanderflug der Vögel. Naturwissenschaftl. Wochenschr. 1907, Nr. 19. — S t a r k, The Birds of South Africa. 1900—1906 (The Fauna of South Africa). — S t i e d a, L., Bau und Entwicklung der Feder. Med. Zeitschrift St. Petersburg 1869, Bd. 17. — S t o c k h a u s e n, v., Die Höhe des Wanderzuges der Vögel. Monatsh. d. allgem. deutschen Jagdschutzvereins 1903, Jahrg. 8. — S t u d e r und F a t i o, Katalog der Schweizer Vögel. Bern. — S u n d e v a l l, C. J., On the wings of birds. Ibis 1886, p. 389—457. — Derselbe, Svenska foglarne. Stockholm 1871, Heft 22. — T h i e n e m a n n, Untersuchungen über die Schnelligkeit des Vogelfluges. Verhandl. Deutscher Naturforscher u. Ärzte. 82. Versamml. zu Königsberg 1910. Leipzig 1911, S. 169—171. — Derselbe, Der Zug des weißen Storches (*Ciconia ciconia*) auf Grund der Resultate, die an der Vogelwarte Rossitten mit den Markierungsversuchen bisher erzielt sind. Zoologische Jahrbücher, Suppl. XII. 1910, S. 665—686. — T y d e m a n n, G. F., Le Vol plané des Oiseaux. Archives Néerlandaises des Sciences exactes et naturelles 1911, Ser. III B. (Sc. nat.), T. 1, p. 27 bis 92. — W e r t h, E., Genießen die Nectarinia wirklich Blumenhonig oder suchen sie die Blüten der darin sich aufhaltenden Insekten wegen auf? Verhandlungen der Gesellschaft naturf. Freunde. Berlin 1900, S. 73—77, 113—117. — Z i e g l e r, H. E., Die Geschwindigkeit der Brieftauben. Zool. Jahrb., Abt. f. Geogr., Systematik in Biolog. 1897, Bd. 10.

#### 4. Säugetiere.

A b e l, O., Die Stammesgeschichte der Meeressäuger. Berlin 1907, Meereskunde, Jahrg. 1, Heft 4. — Derselbe, Die Anpassungsform der Wirbeltiere an das Meeresleben. Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse in Wien 1908, Bd. 48, S. 396. — A d l o f f, Zur Entwicklung des Säugetiergebisses. Anat. Anz. 1905, Bd. 26. — Derselbe, Zur Frage der Konkreszenztheorie. Jen. Zeitschr. 1907, Bd. 43, S. 530—536. — A g g a z z o t t i, Versuche über die Resorption in den Magenabteilungen der Wiederkäuer. La Chir. vet. Sez. lincestr. 1910, p. 54 (nach Ref. in Deutsche Tierärztl. Wochenschr. 1910, Nr. 30). — A l l e n, H., The



distribution of the color marks of the mammalia. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia 1888. — Altum, Forstzoologie. Berlin 1876, Springer. — Arndt, R., Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Rutenknochens. Inaug.-Diss., Erlangen 1890. — Baer, K. E. v., Die Nase der Cetaceen. Okens Ibis 1826, S. 821. — Derselbe, Noch ein Wort über das Blasen der Cetaceen. Okens Ibis 1828, S. 927. — Derselbe, Sur le prétend passage de l'eau pour les événements des cétacées. Bull. sc. Imp. Acad. St. Petersbourg 1831, I, p. 37. — Derselbe, Noch ein Wort über das Blasen der Cetaceen usw. Mel. biol. 1864, IV, S. 593; Bull. 1864, VII, p. 332. — Beddard, F., On the carpal organ in the female *Hapalemur griseus*. P. Z. S. 1902, II, p. 158—163. — Bemmel, J. F. v., Über den Unterschied zwischen Hasen- und Kaninchenschädel. Onderzoekingen verricht in het zoologisch Laboratorium der Rijksuniversität Groningen. Leiden 1909. — Benda, C., Das Verhältnis der Milchdrüsen zu den Hautdrüsen. Dermatol. Zeitschr. 1893, Bd. 1, S. 94—110. — Beneden, van und Gervais, Ostéographie des Cétacées. Paris 1868—1880. — Blasius, J. H., Fauna der Wirbeltiere Deutschlands. Braunschweig 1857. — Brandt, A., Über Hörner und Geweihe. Festschrift f. Leuckart. Leipzig 1892, S. 407—413, W. Engelmann. — Derselbe, Zur Phylogenie der Säugetierhaare. Biolog. Zentralbl. 1900, Bd. 20. — Braun, M., Anatomisches und Biologisches über den Tümmler. Schriften d. physik.-ökonom. Gesellsch. Königsberg 1906, Jahrg. 46, S. 136—141. — Breßlau, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Mammarorgane bei den Beuteltieren. Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie 1901, Bd. 4, S. 261—317. — Derselbe, Zur Entwicklung des Beutels der Marsupialier. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1904, S. 213—224. — Derselbe, Die Entwicklung des Mammarapparates der Monotremen, Marsupialier und einiger Placentalier. Sammlung Zoologischer Forschungsreisen 1907, S. 460—517, und 1912, S. 646—874 und 651—874. — Derselbe, Der Mammarapparat. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte 1909, Bd. 19, S. 277—349 (Literatur!). — Derselbe, Über bisher unbekannte Spürhaare an der Bauchseite der Eichhörnchen. Mitt. d. philomat. Gesellschaft Elsaß-Lothringens 1911 (1912), Jahrg. 12, Bd. 4, S. 543—547. — Brinkmann, Die Rückendrüse von Dicotyles. Anatom. Hefte 1908, Bd. 36, S. 281—307. — Brodmann, K., Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. Leipzig 1909. — Bönninghaus, Georg, Das Ohr der Zahnwale, zugleich ein Beitrag zur Theorie der Schalleitung. Zoologisches Jahrbuch, Abteilung für Anatomie 1903, Bd. 19. — Bonnet, Studien über die Innervation der Haarbälge der Haustiere. Morphologisches Jahrbuch 1878, Bd. 4. — Derselbe, Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. I. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. 2, S. 604—685 u. 937—976 (Literatur!). — Canfield, C. A., On the habits of the prongbuck (*Antilocapra americana*) and the periodical shedding of its horns. Proc. of Zoolog. Soc. of London 1866, p. 105—110. — Campbell, W. Alfred, Histological studies on the localisation of cerebral function. Cambridge, at the University Press 1905. — Carlsson, A., Zur Anatomie von *Notoryctes typhlops*. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. 1904, Bd. 20. — Chalmer, P. Mitchell, On the intestine tract of birds. Trans. of Linnean Soc. 2<sup>nd</sup> sec. Zool. Vol. VIII, p. 173—275. — Cope, E. D., On the habits and affinities of the new Australian mammal, *Notoryctes typhlops*. The American Naturalist 1892, Bd. 26. — Delsaux, E., Sur la respiration des chauves-souris pendant leur sommeil hivernal. Bull. de l'acad. roy. des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique. Bruxelles 1884, 2. ser., T. VIII, p. 88. — Dependorf, Zur Frage der sogenannten Konkreszenztheorie. Jen. Zeitschr. 1907, Bd. 42, S. 539—566. — Dobson, E. G., A Monograph of the Insectivora, 1882. — Derselbe, On peculiar structures in the feet of certain species of mammals which enable them to walk on smooth perpendicular surfaces. Proc. Zool. Soc. London 1876. — Dexler, H. und Freund, L., Zur Biologie und Morphologie von *Hallicore dugong*. Arch. f. Naturgesch. 1906, Jahrg. 72, Bd. 1, S. 77—106. — Dubois, R., Physiologie comparée de la Marmotte. Paris 1896. — Dürst, U., Sur le développement des cornes chez les Cavicornes. Bull. du Muséum d'histoire naturelle. Paris 1902, Nr. 3, Nr. 198. — Derselbe, Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Hörner der Cavicornier nach Untersuchungen am Hausrinde. Festschrift f. Krämer. Frauenfeld 1902 (Huber & Co.) Forschungen auf dem Gebiete der Landwirtschaft. — Derselbe, Wilkens Grundzüge der Naturgeschichte der Haustiere. Leipzig 1905, Schmidt & Co. — Eble, B., Die Lehre von den Haaren. Wien 1831, 2 Bde. — Eckstein, Der Rutenknochen der Raubtiere. Zoolog. Beobachter 1910, Jahrg. 51, Nr. 7, S. 193. — Eggeling, H., Über die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. Semon, Zoologische Forschungsreisen: I. Mitteil. 1899, Bd. 4, S. 79—104; 2. Mitteil. 1901, Bd. 4, S. 175—204;

3. Mitteil. 1905, Bd. 4, S. 301—332. Nachtrag zur 2. Mitteil. 1907, Bd. 4, S. 335—340. — **Ehrmann, S.**, Über Fettgewebsbildungen in den als Winterschlagdrüse bezeichneten Fettorganen. Sitzungsber. Wiener Akad. Wiss. math.-nat. Kl. 1884, Bd. 83, Abt. 3, S. 88—104. — **Ellenberger und Baum**, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. — **Emery, C.**, Über die Verhältnisse der Säugetierhaare zu schuppenartigen Hautgebilden. Anat. Anz. 1893, Jahrg. 8. — **Eichbaum**, Beiträge zur Statik und Mechanik des Vertebratenskeletts. Berlin 1890. — **Eschricht, D. F.**, Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Wäلتiere. Leipzig 1849. — **Fambach**, Untersuchungen und Beobachtungen über das Os cornu. Zeitschr. f. Naturwissenschaften 1901, Bd. 74. — **Derselbe**, Geweih und Gehörn. Ein kritisches Referat. Zeitschr. f. Naturwissenschaften 1909, Bd. 81, S. 227—264. — **Flatau und Jacobsohn**, Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Zentralnervensystems der Säugetiere. Berlin 1899, Bd. I. — **Flower, William H.**, Einleitung in der Osteologie der Säugetiere. Deutsche Ausgabe. Leipzig 1888, Engelmann. — **Flower, W. H. and Lydekker**, An introduction to the study of mammals living and extinct. London 1891, A. and C. Black. — **Foa, C.**, Untersuchungen über den Mechanismus der Rumination. Archiv f. d. ges. Physiol. 1910, Bd. 133. — **Fraas, E.**, Reptilien und Säugetiere in ihren Anpassungserscheinungen an das marine Leben. Jahreshefte 1905, S. 347. — **Franz, V.**, Studien zur vergleichenden Anatomie der Augen der Säugetiere. Archiv f. vergl. Ophthalmologie 1911, Bd. 2. — **Freund, L.**, Zur Morphologie des äußeren Gehörganges der Säugetiere. Beiträge zur Anat. usw. des Ohres, der Nase u. des Halses Bd. 3, Heft 1—2. — **Derselbe**, Sirenen in Gefangenschaft. Zoolog. Berlin 1907, Jahrg. 48. — **Derselbe**, Zur Morphologie des harten Gaumens der Säugetiere. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie 1911, Bd. 73, S. 377—394. — **Friedenthal, H.**, Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen. (Behandelt das Haarkleid der Menschen, aber auch vieler Säugetiere; eingehendes Literaturverzeichnis!) Jena 1908. — **Fritz, F.**, Über einen Sinusapparat am Unterarm der Katze nebst Bemerkungen über den Bau des Sinusbalges. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1909, Bd. 42, S. 291—305. — **Fuchs, H.**, Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörknöchelchen, des Squamosums und des Kiefergelenks der Säugetiere usw. Archiv für Anatomie und Physiologie: 1. Mitteilung 1905; 2. Mitteilung 1906. — **Gaupp, E.**, Über die Kopfgelenke der Säuger und des Menschen in morphologischer und funktioneller Beziehung. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft vom 22. bis 25. April 1908, S. 181—192. — **Derselbe**, Das Lakrimale des Menschen und der Säuger und seine morphologische Bedeutung. Anatom. Anz. 1910, Bd. 36, S. 529—555. — **Derselbe**, Die Verwandtschaftsbeziehungen der Säuger vom Standpunkt der Schädelmorphologie aus erörtert. Verhandl. des VIII. internat. Zoologenkongresses zu Graz. Jena 1912, S. 215. — **Gadow**, The evolution of horns and antlers. Proc. of zool. soc. of London 1902, p. 206—222. — **Gegenbaur, C.**, Zur näheren Kenntnis der Mammarorgane von Echidna. Morphologisches Jahrbuch 1876, Bd. 1, S. 266—281. — **Derselbe**, Zur Kenntnis der Mammarorgane der Monotremen. Leipzig 1886, Engelmann. — **Gerhardt, U.**, Morphologische und biologische Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere. Jenenser Zeitschrift für Naturwissenschaft 1904, Bd. 39, S. 43—118. — **Derselbe**, Studien über den Geschlechtsapparat der weiblichen Säugetiere. Jenenser Zeitschrift für Naturwissenschaft 1905, Bd. 39, S. 649—712. — **Derselbe**, Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Kopulationsorganen der Wirbeltiere, insbesondere der Amnioten. Ergebnisse u. Fortschritte d. Zoologie 1908, Vol. 1, S. 307. — **Derselbe**, Über das Vorkommen eines Penis- und Clitorisknöchens bei Hylobatiden. Anat. Anz. 1909, Bd. 35, S. 353—358. — **Gilbert, Th.**, Das Os priapi der Säugetiere. Morph. Jahrb. 1892, Bd. 18 u. Inaug.-Diss. Leipzig 1893. — **Grevé, C.**, Russische und schwedische Bären. Zoolog. Beobachter 1909, Jahrg. 50, S. 328—333. — **Gubernatsch, J. F.**, Zur Anatomie des Verdauungstrakts von *Halicore dugong* Erxl. Morph. Jahrb. 1907, Bd. 37, S. 586—613. — **Derselbe**, *Manatus latirostris*. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Systematik usw. 1908, Bd. 27, S. 225—230. — **Haacke, W.**, Meine Entdeckung des Eierlegens der *Echidna hystrix*. Zoolog. Anz. 1884, 7, S. 647—653. — **Derselbe**, On the Marsupial Ovum, the Mammary Point and the Male Milk Glands of *Echidna hystrix*. Proc. Zool. Soc., London 1885, Vol. 38, p. 72—74. — **Derselbe**, Über den Brutbeutel von *Echidna*. Zoolog. Anz. 1886, Jahrg. 9, S. 471. — **Derselbe**, Über die Entstehung der Säugetiere. Biolog. Zentralbl. 1888, Bd. 8, S. 8—16 u. 1893, Bd. 13, S. 719—732. — **Hagmann, Gottfried**, Über das Gebiß von *Coelogenys* und *Dasyprocta* in seinen verschiedenen Stadien der Abkautung. Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol. 1907, Bd. 10, S. 464



bis 480. — H a m b u r g e r, Cl., Studien zur Entwicklung der Mammarorgane. I. Die Zitze von Pferd und Esel. Anat. Anz. 1900, Bd. 18, S. 16—26. — H a r i, Paul, Beitrag zur Kenntnis der chemischen Wärmeregulation der Säugetiere. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. 1909, Bd. 130, S. 90—111. — D e r s e l b e, Der respiratorische Gaswechsel der winterschlafenden Fledermäuse. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. 1909, Bd. 130, S. 112—133. — H e c k, M a t s c h i e u. a., Das Tierreich. — H e n k i n g, Über das Blasen der Wale. Zoolog. Anz. 1901, XXIV, S. 103. — H e n t s c h e l, E., Über einen bei Neufundland gefangenen Pottwal (*Physeter macrocephalus* L.). — H e i n r o t h, Trächtigkeits- und Brutdauern. Zoolog. Beobachter 1908, Jahrg. 49, Nr. 1, S. 14—25. — H e ß, C., und H e i n e, L., siehe bei Vögeln und Allgemeines. — H i l z h e i m e r, Max, Variationen des Canidengebisses usw. Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol. Bd. 9, S. 1—40. — D e r s e l b e, Beitrag zur Kenntnis der nordafrikanischen Schakale usw. In: Zoologica 1908, Bd. 20, Heft 53. — H o d g s o n, J. A. S. Bengal. XVI, pt. II, p. 685—711, 1847. — H o f f m a n n, C., Zur Morphologie der Geweihe der rezenten Hirsche. Cöthen 1901. — H o r v á t h, A., Über die Respiration der Winterschläfer als Beitrag zur Lehre von der tierischen Wärme. Verhandl. d. physiol.-med. Gesellsch. Würzburg, N. F., Bd. 14. — D e r s e l b e, Beitrag zur Lehre über den Winterschlaf. Verhandl. d. physiol.-med. Gesellschaft. Würzburg 1878, N. F., Bd. 12, S. 156. — K a n d e r n, Walter, Studien über die männlichen Geschlechtsorgane von Insektivoren und Lemuriden. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont. 1910, Bd. 31, S. 1—106. — K i d d, W., Cert. habits oft animals traced in the Arrangement of their hair. P. Z. S. 1902, II, p. 145—158. — K l a a t s c h, H., Zur Morphologie der Mesenterialbildungen im Darmkanal der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. 1892, S. 385—950, 609—716. — D e r s e l b e, Studien zur Geschichte der Mammarorgane. Semon, Zool. Forschungsreisen, 1895, S. 157—188. — D e r s e l b e, Über die Beziehungen zwischen Mammartaschen und Marsupium. Morphol. Jahrb. 1891, Bd. 17, S. 483—488. — K o c h, C., Das Wesentliche der Chiropteren mit besonderer Beschreibung der in dem Herzogtum Nassau und den angrenzenden Landesteilen vorkommenden Fledermäuse. Jahrb. d. Ver. f. Naturkunde im Herzogtum Nassau. Wiesbaden 1862/1863, S. 329. — K r a u s e, Das Kaninchen. — K ö n i n c k, A., Versuche und Betrachtungen an Fledermäusen. Archiv f. Anat. u. Physiolog. 1893 (physiologische Abteilung), S. 389—415. — K r e m e n t z, Der Bär. Berlin 1888. — K ü k e n t h a l, W., Vergleichende anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Jena 1889. — D e r s e l b e, Vergleichende anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. R. Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malaisischen Archipel 1897, Bd. 4, I. Lief. — D e r s e l b e, Über die Hand der Cetaceen. Anat. Anz. 1888 u. 1890. — D e r s e l b e, Über Reste eines Hautpanzers bei Zahnwalen. Anat. Anz. 1890, S. 237. — D e r s e l b e, Über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Systematik. Jena 1891, S. 373. — D e r s e l b e, Vergleichende anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Jena 1893. Denkschrift med.-nat. Gesellsch. Jena, Vol. 3. — D e r s e l b e, Die Wale der Arktis. Fauna arctica. Jena 1900, Vol. I. — D e r s e l b e, Über die Ursache der Asymmetrie des Walschädels. Anat. Anz. 1908, Bd. 33, S. 609—618. — D e r s e l b e, Untersuchungen an Walen. Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft 1909, Bd. 45, S. 545—588. — J a f f a, A., Über die Haut nordatlantischer Furchenwale. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Systematik 1907, Bd. 24, S. 1—40. — L a n g, A., Über den Saisonschlaf der Tiere. Schweiz. pädagog. Zeitschr. 1899 (zitiert nach Ref. von Hans R. Schinz, Naturw. Wochenschr. 1910, S. 364). — L a n d o i s, Über Ossifikation der Geweihe. Zentrabl. f. med. Wissenschaften 1865, Nr. 16, S. 241—243. — L a n k e s t e r, E. Ray, On Okapia, a new genus of giraffidae from Central Africa. Trans. of zool. soc. London 1902, Vol. XVI, part 6, p. 249—310. — D e r s e l b e, The origin of the lateral horns of Giraffe in frontal life on the area of the parietal bones. Proc. of zool. soc. 1907, p. 100—115. — L e b o u c q, F., Recherches sur la morphologie de la main chez les mammifères marins. Archives de Biologie 1889, T. 9. — L e c h e, W., Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere, zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiergruppe. 1. Teil: Ontogenie, Zoologica 1892; 2. Teil: Phylogenie. I. Heft: Die Familie der Erinaceidae, ebenda 1902. 2. Heft: Die Familie der Centetidae, Solenodontidae und Chrysochloridae, ebenda 1907. — L e i s e w i t z, W., Ein Beitrag zur Kenntnis der bilateralen Asymmetrie des Säugetierschädels. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München 1906, S. 1—15. — L e u t h a r d t, Franz, Über die Reduktion der Fingerzahl bei Ungulaten. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Systematik 1891, S. 93. — L i l l i e, B. G., On the anatomy and biology of the larger Cetacea. Proc. Zool. Soc., London 1910, III, p. 769. — L i n d s a y - J o h n s o n, Philos. Trans. Roy. Soc. of London 1901. —

Derselbe, Sitzungsber. d. Gesellschaft naturf. Freunde. Berlin. — Lönnberg, E., On the clawless otter of central Africa (*Lutra capensis* hindie Thomas) and biological adaptations of African clawless Otters. Arkiv för Zoologi 1908, Bd. 4, Nr. 12. — Derselbe, Remarks on the dentition of *Dalphinapterus leucas*. Arkiv för Zoologi 1910, Bd. 7, Nr. 2. — Derselbe, Über eine melanistische Varietät von Serval, nebst Bemerkungen über andere melanistische Säugetiere. Zool. Jahrb., Abt. f. System, 1898, Bd. 10, S. 569—595. — Derselbe, Mammals. In: Wissensch. Ergebn. d. schwed. zool. Exped. nach dem Kilimandscharo usw. Upsala 1908. — Derselbe, Mammals collected by the Swedish Zoological Expedition to British East-Africa 1911. In: Kgl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 1912, Bd. 48, Nr. 5. — Lull, Richard S., The evolution of the Elephants. Smithsonian Report for 1908, p. 643—675. Washington 1909. — Lyon, Marcus Ward, Notes on the Porcupines of the Malay peninsula and archipelago. Proc. U. St. Nat. Mus. 1907, p. 575—594. — Marchi, Untersuchungen über die Entwicklung der Hörner bei den Cavicorniern. Jahrbuch für wissenschaftliche Tierzucht 1907. — Marès, M. F., Experiences sur l'hibernation des mammifères. Comptes rendus hebdomadaires de la société de Biologie 1892, p. 313. — Marshall, W., Die amerikanische Gabelantilope. Der zoologische Garten 1891, XXXII, S. 97—108 und 161—171. — Merzbacher, M., Allgemeine Physiologie des Winterschlafes. Ergebnisse der Physiologie 1904, Jahrgang 3, Abteilung 2, S. 214—258. Wiesbaden. — Meyere, J. C. H., Über die Haare der Säugetiere, besonders über ihre Anordnung. Morpholog. Jahrbuch 21. — Derselbe, Ist die Gruppenstellung der Säugetierhaare eine Stütze für die Mauraersche Hypothese von der Ableitung des Haares von Hautsinnesorganen niederer Vertebraten? Anat. Anz. 1899, Bd. 16. — Miller, Gerrit S., The families and genera of bats. Smithsonian United States National Museum Bulletin 57. — Derselbe, The mouse deer of Rhio-Lingo Archipelago. A Study of specific differentiation under uniform environment. Proc. of United States National Museum. Washington 1910, Vol. 37, p. 1—9. — Mitchell, Chalmers, On the intestinal tract of mammals. Trans. of Zool. Soc. of London 1905, Vol. XVIII, part 5, p. 437. — Morgan, The American beaver and his works. 1868. — Murie J., On the anatomy of a Fin-Whale (*Physalus antiquorum* Gray) captured near Gravesend. P. Z. S. 1865, p. 206—227. — Derselbe, Further observations on the Manatee. Trans. Zool. Soc. London 1880 (1879), Vol. 71, part II, p. 19. — Nehring, Die Zahl der Mammae bei *Cricetus*. Zool. Anz. 1900, Bd. 23, S. 572—573. — Derselbe, Die Zahl der Zitzen und der Embryonen bei *Mesocricetus* und *Cricetus*. Zool. Anz. 1901, Bd. 24, S. 130—131. — Derselbe, Länge und Lage der Schneidezahnalveolen bei den wichtigsten Nagetieren. Separatabdruck. — Nitsche, H., Studien über Hirsche. Leipzig 1898, Engelmann. — Osgood, W., Biological investigation in Alaska and Yukon Territory. North American Fauna Nr. 30. Washington 1909. — Owen, R., Notes on the anatomy of the Nubian Giraffe. Transact. Zool. Soc. London II, p. 217—248. — Derselbe, On the Mammary Glands of *Ornithorhynchus paradoxus*. Philos. Trans. 1832, Vol. 122. — Derselbe, On the marsupial pouches, mammary glands and mammary Foetus of *Echidna hystrix*. Philos. Trans. 1865, Vol. 155, p. 671—686. — Pembrey, M. S. and Hale White, The regulation of temperature in hibernating animals. Journ. of Physiol. 1895—1896, Vol. 19, p. 477 bis 495. — Paul, H., Über Hautanpassung der Säugetiere. Jena 1884. — Pocock R. J., Notes upon some African species of the Genus *Felis* based upon specimens recently exhibited in the Society's Gardens. Proc. of Zool. Soc. London 1907, Vol. XXXII, p. 656—677. — Derselbe, On the cutaneous Scent-glands of ruminants. Proc. Zool. Soc. London 1910, p. 840—886. — Pohl, L., Über das Os penis der Musteliden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1909, Bd. 45, S. 382—394. — Derselbe, Beiträge zur Kenntnis des Os penis der Prosimier. Anat. Anz. 1910, Bd. 37, S. 225—231. — Preble, Edward A., Report on condition of Elk in Jackson Hole, Wyoming in 1911. U. S. Dept. of Agricult. Biolog. Survey. Bull. Nr. 40. Washington 1911. — Pütter, August, Die Augen der Wassersäugetiere. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. 1903, Bd. 17. — Racovitza, E. G., Cétacées. Exp. antarct. belge. Résultat du voy. du S. Y. Belgique 1897/1899. Rapports scient. Anvers 1903. Zoologie. — Reh, L., Die Schuppen der Säugetiere. Jen. Zeitschr. 1895, Bd. 29, S. 157—220. — Regnault und Reiset, Annalen der Chemie und Pharm. 1850, Bd. 70, S. 275. — Rengger, J. R., Naturgeschichte der Säugetiere von Paraguay. Basel 1830. — Rumbler, L., Über die Abhängigkeit des Geweihwachstums der Hirsche, speziell des Edelhirsches, vom Verlauf der Blutgefäße im Kolbengeweih. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 1911, Heft 3. — Robinet Hermann, Mémoire sur la génération et régénération de l'os des cornes caduques et persistantes des ruminantes. Comptes rendus 1882, T. XCIV oder Journ.



d'anatomie et de physiologie 1882, p. 205—265. — R ö m e r, F., Die Haut der Säugetiere. Bericht der Senckenbergischen naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M. 1904, S. 7—20. — R ö s e, C. und B a r t e l s, O., Über die Zahnentwicklung des Rindes. Schwalbes Morphol. Arbeiten Bd. 6, Heft 1, S. 49—113. — R y d e r, J., On the development of the Cetacea, together with a consideration of the probable homologies of the flukes of Cetaceans and Sirenians. United States Comm. of Fish and Fisheries für 1885 u. 1887, p. 427—488. — S a l l a č, Die Geweihbildungen der jetzt lebenden Hirscharten der Alten und Neuen Welt. Vortrag bei der 60. Generalversammlung des böhm. Forstvereins in Prag. Prag 1908. — S a n d i f o r t, G., Over de vorming en ontwikkeling der horens van zogende Dieren. Nieuwe Verhandlg. d. 1. Kl. v. h. koninkl. Nederlandsche Inst. v. Wetenschappen II, 1829, S. 67—106. — S c h ä f f, E., Jagtierkunde. Berlin 1907. — S c h l e s i n g e r, Günter, Studien über die Stammesgeschichte der Proboscideen. Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanst. Wien 1912, Bd. 62, Heft 1. — S c h o e n i c h e n, W., Die Anpassung der Säugetiere an die Lebensweise auf Bäumen. Prometheus 1908, 15. Jahrg. — S c h m i d t, Vergleichende anatomische Studien über den mechanischen Bau der Knochen und seine Vererbung. Tübinger zool. Arb. III. — S c h w a l b e, Über den Farbenwechsel winterweißer Tiere. Schwalbes Morphol. Arbeiten. Jena 1893, Bd. 2, S. 483—606. — S c o t t, W. B., The evolution of premolar teeth in the mammals. Proc. Acad. of Nat. Sc. Philadelphia 1892. — S e m o n, R., Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen nebst Notizen über ihre Körpertemperatur. Semons Zool. Forschungsreisen 1894, S. 1—15. — S c h r e b e r, W a g n e r, Die Säugetiere. — S h i t k o w, B. M., Über einige Fälle von Variabilität höherer Wirbeltiere. Zoologisches Jahrbuch, Abteilung für Systematik usw. 1907, Bd. 25, S. 269—312. — S t r o m e r v. R e i c h e n b a c h, E., Die Wirbel der Landraubtiere. Zoologica 1902. — S u t t o n, B., On the Arm-Gland of the Lemurs. Proc. Zool. Soc. London 1887. — S z y m o n o w i c z, Beiträge zur Kenntnis der Nervenendigungen in Hautgebilden. Archiv für mikroskop. Anatomie u. Entwickl. 1895, Bd. 45. — T e m p e l, M., Vergleichende anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Drüsen der Zwischenklauhaut der Paarzehrer. Inaug.-Diss. Leipzig 1896 (vgl. Archiv f. Tierheilkunde XXIII, S. 1—48). — T h i e n e m a n n, J., Die Füchse der kurischen Nehrung mit besonderer Berücksichtigung ihrer Färbungsverschiedenheiten. Deutsche Jägerzeitung 1903, Bd. 42, S. 359—363. — T i m s, H. W. M., The evolution of the teeth in the Mammalia. Journal of Anatomy and Phys. 1903, Bd. 37. — T o l d t, Karl, jun., Studien über das Haarkleid von *Vulpes vulpes* L. Nebst Bemerkungen über die Volderdrüse und über den Haeckel-Maurerschen Bärenembryo mit Stachelanlagen. Annalen des k. k. naturhistor. Hofmuseums 1907, Bd. 32, S. 197—269. — D e r s e l b e, Über eine beachtenswerte Haarsorte und über das Haarformensystem der Säugetiere. Annal. d. k. k. naturhist. or. Hofmuseums, Bd. 34, S. 195—268 (Literaturverzeichnis). — D e r s e l b e, Interessante Haarformen bei einem kurzschnabelligen Ameisenigel. Zoologischer Anzeiger 1906, Bd. 30, S. 305—310. — D e r s e l b e, Die Hautgebilde der Chiropteren. Verhandlungen der k. k. zoologischen Gesellschaft Wien 1907, S. (83)—(91). — D e r s e l b e, Schuppenförmige Profilierung der Hautoberfläche von *Vulpes vulpes* L. Zoolog. Anzeiger 1908, Bd. 32, S. 793—805. — D e r s e l b e, Die Chiropterenausbeute. Ergebnisse der zoolog. Expedition d. kaiserl. Akad. d. Wissenschaften nach Brasilien im Jahre 1908. Denkschrift d. Akad. d. Wissenschaften. Mathem.-naturw. Kl. 1906, Bd. 76, S. [43]—[53]. — D e r s e l b e, Epidermisstreifen, Haarreihen und Wildzeichnung in der Entwicklung der Hauskatze. Verhandl. der k. k. zoolog.-botan. Gesellsch. Wien 1912, S. (16)—(27). — D e r s e l b e, Beiträge zur Kenntnis der Behaarung der Säugetiere. Zoologisches Jahrbuch, Abteilung für Systematik 1912, Bd. 33, S. 1—86. — T r u e, Frederick W., An Account of the Beaked Whales of the family Ziphiidae in the Collection of the United States Museum usw. Smithsonian Institution United States National Museum, Bulletin 73. — D e r s e l b e, Observations on living White Wales (*Delphinapterus leucas*); with a note on the dentition of *Delphinapterus* and *Stenodelphis*. Smithsonian Miscell. coll. 1909, Vol. 25, Part 3, Nr. 1864. — T u l l b e r g, T., Über das System der Nagetiere. Eine phylogenetische Studie. Upsala 1899. — T s c h u d i, L. v., Das Tierleben der Alpen. Leipzig, J. J. Weber. — V a l e n t i n, G., Beiträge zur Kenntnis des Winterschlafes der Murmeltiere. In: Moleschotts Untersuchungen zur Kenntnis der Naturlehre des Menschen und der Tiere 1856, Bd. 1, S. 206—258 u. 1857, Bd. 2, S. 1—55. — V i r c h o w, H., Über die Wirbelsäule des Schimpansen. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde 1909, S. 265—290. — D e r s e l b e, Die Wirbelsäule des abessinischen Nashorns (*Bicerus bicornis*) nach Form zusammengesetzt. Sitzungsber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. 1910, Bd. 43, S. 848—864. — D e r s e l b e, Die Wirbelsäule von *Ursus*

americanus nach der Form zusammengesetzt. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde 1910, S. 10—19. — Derselbe, Die Wirbelsäule von *Hydrochoerus capybara* nach Form zusammengesetzt. Gesellsch. naturf. Freunde 1910, S. 253—265. — Waldeyer, W., Atlas der menschlichen und tierischen Haare usw. Lahr 1884. — Weber, M., Studien über Säugetiere. Jena 1886. — Derselbe, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Genus *Manis*. Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien. Leiden 1892, Bd. 2, S. 1—117. — Derselbe, Studien über Säugetiere. Jena 1886. — Derselbe, Archiv f. mikroskop. Anat. 1888, XXXI, S. 500—504. — Derselbe, Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugetieren. Anat. Anz. 1893, VIII. — Derselbe, Die Säugetiere. Jena 1904. — Weinland, E. und Riehl, M., Über das Verhalten des Glykogens beim heterothermen Tier. Zeitschr. f. Biologie 1908, Bd. 54 (N. F. Bd. 32), S. 75—91. — Dieselben, Beobachtungen am winterschlafenden Murmeltier. Zeitschr. f. Biologie 1907, Bd. 49 (N. F. Bd. 31), S. 37—63. — Winge, H., Om Pattedyrens Tandskifte især med Hensyn till Taendernes Fomer. Vid. Meddel. Naturhistoriske Forening. Kopenhagen 1882. — Derselbe, Jordfundene ognulevende Gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. 1888. — Derselbe, Jordfundene og nulevende Pungdyr (Marsupalia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. Med Udsigt over Pungdyrenes Slægtskab. E Museo Lundi 1893, Bd. 2. — Derselbe, Jordfundene og nulevende Aber (Primates), 1895. — Derselbe, Jordfundene Rovdyr (Carnivora) usw. Ebenda 1899. — Derselbe, Hovdyr (Ungulata). Ebenda 1901. — Wood, Frank Elmer, A study of the mammals of Champaign County, Illinois. Bull. of the Ill. Lab. of Nat. History. Vol. VIII, Art. V. — Wunderlich, Der Wechsel des Hornes des *Rhinoceros unicornis*. Festschrift f. Leuckart. Leipzig 1892, W. Engelmann. — Zschokke, Weitere Untersuchungen über das Verhältnis der Knochenbildung zur Statik und Mechanik des Vertebratenskeletts. Zürich 1892.



# Register.

## A.

- Aalentwicklung 120.  
 Aalmolch 198, 200, 216, 324.  
 Aalwanderung 127.  
 A b e l 321, 325, 412, 590.  
 Ablepharus 308.  
 Acanthodactylus 312.  
 Acantophis antarcticus 364.  
 Accommodation s. Akkommodation.  
 Acetabulum 244.  
 Achsen- oder Zentralskelett 7.  
 Aerobates 624.  
 Acerochordinae 324.  
 Aderhaut des Auges 30.  
 Adlacrimale 248.  
 Adler 471, 472.  
 A d l o f f 682.  
 Aelurodactylus 364.  
 Aeluroscalabotes 364.  
 Aëtosaurus ferratus 297.  
 Afterschaft 403.  
 Agama 308, 345.  
 — sanguinolenta 312, 347.  
 — stellio 256.  
 Agamiden 309, 311, 315, 318, 319, 320, 326, 336, 346, 347, 371.  
 Agapornis 478.  
 Aglossa 184.  
 Agassiz 255, 289.  
 Aguti 594.  
 Ailuropus 674, 675.  
 Ailurus 674.  
 Akkommodation der Amphibien 192, 193.  
 — des Fischeauges 35.  
 — der Sauropsiden 272—274, 396.  
 — der Säugetiere 552, 644.  
 Akrodont 249.  
 Akromion 241.  
 Akzessorische Kiemen 51.  
 Albatros 479, 480.  
 A l b i n i 228.  
 Albinismus 16, 206.  
 Albino 650.  
 Alca s. Alken.  
 Alces latifrons 612, 705.  
 — palmatus 612.  
 Alecyone 446.  
 Algen 694.  
 Algiroides nigropunctatus 344.  
 Alisphenoida 247.  
 Alken 406, 418, 424, 449, 451.  
 Allantois 287, 352, 523.  
 A l l é o n 432.  
 Alligator 268, 295, 302, 348, 373.  
 — mississipensis 351.  
 Allosaurus 248, 371.  
 Alpenflüßvogel 520.  
 Alpenpfeifhase 586.  
 Alpensalamander 215.  
 Alter der Fische 6.  
 Altersbestimmung der Fische 14, 38.  
 Altum 649, 651.  
 Alytes 196.  
 — obstetricans 212, 221, 226.  
 Amakrinen 275.  
 Amblycephaliden 296, 317.  
 Amblyrhynchus cristatus 326, 336.  
 Amboß 531.  
 Amblystoma (-tiden) 200, 324.  
 A m e g h i n o 703.  
 Ameisenbär 560, 590, 591, 615, 668.  
 Ameisenfresser s. Ameisenbär.  
 Ameisen- und Termitenfresser 226.  
 Ameisenigel 666, 686.  
 Ammern 424.  
 Ammodytes tobianus 503.  
 Amnioten 239.  
 Amphibolurus 371.  
 Amphicyon 674.  
 Amphisbänen 247, 280, 287, 307, 308.  
 Amphiuma s. Aalmolch.  
 Amsel 401.  
 Anakonda 290, 295, 322, 337.  
 Analblase 287, 288.  
 Analdrüsen 235.  
 Analporen 345.  
 Analsäcke 335.  
 Anammier 239.  
 Anas 395.  
 — acuta americana 431.  
 — boscas 469.  
 — carolinensis 431.  
 — obscura 469.  
 — punctata 462.  
 — superciliosa 469.  
 Anastomus lamelligerus 491.  
 Anatiden 388, 462, 466, 470, 472.  
 Ancistrodon 339.

Ancistrodon piscivorus 322, 323.  
 An g h e y 349.  
 Angriffswaffen der Fische 14, 38.  
 Angulare 248, 531.  
 Ani 485, 486.  
 Anoa 569.  
 Anoli 313, 321, 341, 347.  
 Anomalurus 624.  
 Anser 395.  
 Anseriformes 453, 496.  
 Anthiden 408.  
 Antillenfrosch 188, 217.  
 Antilocapra 713.  
 Antilopen 557, 648, 657, 707.  
 Anthropoiden 615.  
 Anthropomorphen 541, 612.  
 Anura 180, 181, 191, 193.  
 Aonyx 633.  
 Aorta 188, 189.  
 — pulmonalis 258.  
 Aortenbogen 258, 391, 524.  
 Apothekerskink 304.  
 Appendices pyloricae 45.  
 Aptenodytes 326.  
 — patagonica 450.  
 Apteria 405.  
 Apteryx 393.  
 Äquatorialring 274.  
 Aquila chrysaëus 394.  
 Ara 410, 499, 518, 547.  
 Ararakakadu 500.  
 Archaeoceti 636.  
 Archaeopteryx 378, 382, 386, 407,  
 411.  
 Arctitis binturong 621.  
 Arctocephalus 654.  
 Ardea 393.  
 Area centralis 276.  
 Argusfasan 378, 464.  
 A r i s t o t e l e s 378, 701.  
 Armmolche 199.  
 Arteria vertebralis 527.  
 Arterien 259.  
 Arterienbögen 188, 189.  
 Articulare 248, 531.  
 Artiodaktylen 604.  
 Arvicola amphibius 631, 649.  
 — oeconomus 574.  
 Asio accipitrinus 409.  
 — brachyotus 388.  
 Äskulapnatter 336.  
 Astur palumbarius 462.  
 Asturiden 462.  
 Astylosternus 202, 211.  
 Asymmetrie 641, 642.  
 Ateles 615, 616, 621, 622, 652, 657.  
 Atheris 315.  
 Atlas 239, 523.  
 Atmen 52 f., 185, 258, 378.  
 Atmung der Fische 52 f.  
 Atmungsorgane 49 f.  
 Atrium 258.  
 A u d u b o n 434.

Auerhahn 405, 455, 458, 463, 464, 467,  
 469, 473, 474.  
 Auge der Fische 30 f.  
 — der Amphibien 192.  
 — — Reptilien 271—280.  
 — — Vögel 393—398.  
 — — Säugetiere 549—552.  
 — — Wassersäuger 644—645.  
 Augenbecher 276.  
 Augenbewegung 278.  
 Augengröße 33.  
 Augenkammer 271, 272.  
 Augenleuchten 549.  
 Augenlid 235, 278, 279, 549.  
 Augenwanderung bei Schollen 35.  
 Autodax lugubris 225.  
 Axis 704.  
 Axolotl 198.  
 Axolotllarven 230.  
 A z a r a 485.

## B.

B a b a k 185, 253.  
 Babirusa 569, 706.  
 Bachstelze 438, 484.  
 Backenbärte 561.  
 Backentaschen 539.  
 Backenzähne 362, 674.  
 Bajaweber 478.  
 Bakterienerkrankungen der Fische 163.  
 Balaena 526, 665.  
 Balaeniceps rex 495.  
 Balaenoptera 645.  
 — musculus 643.  
 Balancierorgane bei Amphibien 194.  
 B a l d a m u s 485.  
 Balz 469 ff.  
 Balzflug 462.  
 Balztanz 766.  
 Bananenfresser 458.  
 Bandfische 4.  
 Bantanodon 246, 250.  
 Bär 575, 582, 603, 649, 668, 674.  
 B a r k o w 582.  
 Bart 561, 655.  
 Barten 666.  
 Bartenwale 622, 639, 664—666, 685.  
 Bartgeier 457.  
 B a r t h o l d 581.  
 Bartvogel 501.  
 Basiliscus 326, 336, 345, 371.  
 Basioccipitale 287.  
 Basisphenoid 247, 248, 385.  
 Bastarde 133 f.  
 B a t e s 350.  
 Bathyergoidea 593.  
 Bauchfell 254.  
 Bauchpanzer 298.  
 Bauchrippen 298.  
 Bauchschuppen 306.  
 Bauchspeicheldrüse 46, 49, 259.  
 Baumläufer 319, 471.



- Baumkänguruh 691.  
 Baumpieper 503.  
 Baumvipern 315.  
 Baur 246.  
 Beckengürtel 10, 181, 242, 243, 244, 322, 381.  
 Bedriaga 337, 338.  
 Beer 394.  
 Befruchtung, äußere 108.  
 — innere 72, 108.  
 — künstliche 165, 168.  
 Begattung 108, 196, 213, 568, 569, 577.  
 Begattungsorgane 234.  
 Bekassine 462, 465.  
 Bemmelen, van 587.  
 Benthonische Fische 90, 95.  
 Berg 233.  
 Berger 600, 649, 650, 651, 658, 693, 694.  
 Bergfink 432.  
 Berglaubvogel 439.  
 Bergmann 382.  
 Beschuppung 306.  
 Betongia 621.  
 Beutel 555, 556, 558.  
 Beutelfrosch 219.  
 Beuteltiere 541, 549, 565, 570, 632, 666.  
 Bewaffnung der Kiefer der Froschlarven 227.  
 Bewiks Schwan 462.  
 Bezeichnung 43.  
 Bezirke im Gehirn 547.  
 Biber 568, 585, 633, 638, 641, 642, 652.  
 Biberratte 585.  
 Biddersches Organ 196.  
 Biedermann 208.  
 Bienenfresser 476.  
 Biliverdin 408.  
 Birkhuhn 467, 473.  
 Bischoff 577.  
 Bison 577, 611, 655.  
 Bitis 339.  
 Bitterling, Eiablage des 117.  
 Blanus cinereus 307.  
 Blasenrobbe 655.  
 Blasius 649.  
 Bläßhuhn 449, 471.  
 Blätterhühnchen 448.  
 Blaukehlchen 433.  
 — rotsterniges 432.  
 Blauwal 641.  
 Blinddarm 249, 254, 542.  
 Blinde Fische 32, 93.  
 Blinder Fleck 276.  
 Blindsäcke am Enddarm 253.  
 Blindschleiche 352, 365.  
 Blochmann 397.  
 Blutkapillaren 389.  
 Blutkörperchen 59.  
 Blutkreislauf 57, 199, 390, 543.  
 Bluttemperatur 59.  
 Blutwärme 562.  
 Boa 290.  
 Boas 199.  
 Bögen, obere 238, 239.  
 — untere 239.  
 Boiden 270, 305, 308, 317.  
 Bonomi 428.  
 Bos triceratops 713.  
 Bothriolycus 270.  
 Botrophthalmus 270.  
 Böttger 222, 295, 308.  
 Bouchon vaginal 569.  
 Brachvogel 494.  
 Brachycephalus 194.  
 — ephippium 203.  
 Brachyodont 680, 681.  
 Brachyteles 621.  
 Brackwasser 77.  
 Bradypus 527, 530, 531, 534, 617, 664, 691.  
 Bramatherium 710.  
 Branca 352.  
 Brandenten 410.  
 Brandes und Schoenichen 214.  
 Brauer 217, 571.  
 Braus 242.  
 Brautente 454, 466, 479, 481.  
 Brehm 199, 200, 229, 336, 369, 424, 428, 434, 448, 459, 463, 478, 483, 485, 487, 518, 575, 582, 586, 649, 658.  
 Breßlau 555, 556, 557, 561.  
 Breviceps 229.  
 — mossambicus 226.  
 Brevilingua 252.  
 Briefftaube 422.  
 Brillenschlange 376.  
 Bronchus 256, 388, 389, 390, 524, 542.  
 Brücke 355.  
 Brückenechse 233—236, 237.  
 Brüllaffen 657.  
 Brunk 198.  
 Brunst 289.  
 Brunstschwiele 209, 210.  
 Brunstspiele 107.  
 Brunstzeiten 353.  
 Brustbein 181, 240, 241, 300, 321, 379, 380, 667.  
 Brustgürtel 181, s. Schultergürtel.  
 Brustkorb 377.  
 Brutflecke 479.  
 Brutparasitismus 484.  
 Brutpflege 112 f., 213—225, 352, 475—486, 659.  
 Bruttasche 555.  
 Bubo bubo 397.  
 Büffel 655, 693, 707.  
 Bufo 184.  
 — marinus 227.  
 — viridis 209.  
 Bufotalin 228.  
 Bufotanin 228.  
 Bulbus arteriosus 258.  
 — des Vogelganges 393.  
 — olfactorius 264.  
 Bulla 642, 643.  
 Buller 233.  
 Bunodont 676, 681.

Bunolophodont 680.  
 Buntspecht 506, 507.  
 Burger 219.  
 Bussard 429.  
 Buteo 395.

## C.

Cabrita 308.  
 Cacops 204.  
 Caiman 291, 323, 364.  
 — niger 295, 352.  
 — sclerops 351, 352.  
 Cairina 466.  
 — moschata 461.  
 Calamaria 339.  
 Calcaneus 246.  
 Callithrix 618.  
 Callula 211.  
 Calophis 339.  
 Calotes mystacus 344.  
 Camerano 198, 201.  
 Campbell 547, 548.  
 Campsognathidae 371.  
 Canalis diazonalis 244.  
 Canis 530, 688.  
 — occidentalis 649.  
 Caprimulgus 446, 502.  
 Caretta caretta 350.  
 Cariacus 656.  
 Carinaten 379, 386, 387, 452.  
 Carnivoren 530, 541.  
 Carotiden 189, 258.  
 Carpalia 243.  
 Carpus 242, 243.  
 Casarca cana 514.  
 Castor 632.  
 Catharistes urubu 388.  
 Cartilago arthraenoidea 257.  
 — thyreoidea 524, 540.  
 — thyrocricoidea 257.  
 Caudiverbera 319, 320.  
 Cavicornier 655.  
 Cebus 621, 622.  
 Centetes 534, 558, 696, 697.  
 Centra 548.  
 Centrale 243, 246, 604.  
 Centropyx 343.  
 Cephalophus pygmaeus 553.  
 Cerastes cornutus 310.  
 Ceratogaulus 702.  
 Ceratogymna 490.  
 Ceratophora aspera 345, 347.  
 — stoddarti 345.  
 — tennenti 345, 347.  
 Ceratophrys 225.  
 — dorsata 194.  
 Ceratopsia 366, 371.  
 Ceratopsidae 297.  
 Ceratosaurus 246.  
 Cercocebus 618.  
 Cerviden 554.  
 Cervus sedgwicki 705.

Cervulina 701.  
 Cervulus 704.  
 Cetaceen 280, 526, 528, 536, 541, 550, 553, 554, 692.  
 Cetholiten 643.  
 Ceyx 446.  
 Chalarodon 321.  
 Chalazen 407.  
 Chalcides 312, 352.  
 Chamäleon 239, 241, 244, 247, 250, 252, 255, 271, 283, 304, 315, 317, 318, 321, 339, 341, 355, 365, 369, 389.  
 — basiliscus 345.  
 — dilepis 369.  
 — gallus 345.  
 — montium 345.  
 — nasutus 345.  
 — oweni 345.  
 — quadricornis 345.  
 Chamäleonhand 316.  
 Chamäsaure 307.  
 Charadrius 408.  
 — fulvus 432.  
 Chasmorhynchus 469.  
 Chauna 519.  
 Cheiromeles 559, 627, 659.  
 Chelodina 331, 348.  
 Chelonia 249, 267, 326, 336.  
 — caudata 255.  
 — imbricata 254, 298, 374.  
 — mydas 254, 350, 354, 373.  
 Chelonidae 299, 330.  
 Chelydidae 247, 248, 324.  
 Chelydra serpentina 255, 373.  
 Chelys 247.  
 — fimbriata 324.  
 Chemischer Sinn 25.  
 — Organe des 269.  
 Chenonetta 410.  
 Chenopsis atrata 479.  
 Chiasma 267.  
 Chirogallei 619.  
 Chiromantes 204, 223.  
 Chiromys 618, 646, 687.  
 Chironectes 632.  
 Chiroptera 681.  
 Chirotis 308.  
 Chiruromys 621.  
 Chlamydosaurus 371.  
 — kingi 370.  
 Chloëphaga magellanica 469.  
 — poliocephala 468.  
 — rubidiceps 468.  
 Choane 271, 334, 335, 541.  
 Choeropsis liberiensis 640.  
 Choeropus 599.  
 Choloepus 527, 534, 553, 617, 664.  
 Chondrodactylus 312.  
 Chorda dorsalis 7, 180, 237.  
 — tympani 267.  
 Chordeiles virginianus 465.  
 Chorioidea 271, 274.  
 Chromatophoren 15, 269, 341.



- Chrysemyden 337.  
 Chrysemys bellii 290.  
 — concinna 354.  
 — picta 290, 354.  
 Chrysochloris 553, 554, 593, 594, 597, 670.  
 Chylusgefäße 260.  
 Ciconia 428.  
 Cinixys 256, 300.  
 Cinosternum 297, 343, 348.  
 — odoratum 324, 348.  
 Cistudo 344, 354.  
 Clavicula 241, 321, 380, 529.  
 Clemmys caspica 337.  
 — leprosa 337, 348.  
 Cnemidophorus 343.  
 Coccystes glandarius 485.  
 Coccyx 181.  
 Coccyzus americanus 486.  
 Coecilien 182, 203, 204.  
 Coecum 254.  
 Coelodont 249.  
 Coliiden 446.  
 Colobusaffen 651.  
 Colubrinen 322.  
 Columbæ 405, 462.  
 Columella 193, 274, 280, 336, 398.  
 Colymbus 406.  
 Complementare 248.  
 Condylura 594, 656.  
 Condylus des Hinterhaupts 247, 523, 530.  
 — des Unterkiefers 669.  
 — externus und internus 245.  
 Conolophus suberistatus 236, 326.  
 Cope 199, 669, 676.  
 Coracoid 241, 321, 529.  
 Corium 206.  
 Cornea 393.  
 Cornu branchiale primum 248.  
 Cornufer salomoni 218.  
 Corone 394.  
 Coronella 339, 340.  
 Corpora cavernosa 567.  
 — quadrigemina 263.  
 Corpus callosum 524.  
 — ciliare 272.  
 — nigrum 549.  
 — striatum 267, 392.  
 Cortisches Organ 282.  
 Corucia 315.  
 Coryphospingus cruentus 410.  
 Corytophanes 318, 371.  
 Cramptonscher Muskel 394.  
 Cranorhinus cassidix 490.  
 Crassilinguia 252.  
 Creosaurus 248.  
 Crex 406.  
 Cricetus 539, 585.  
 Cricotus 301.  
 Crocodilus 243, 256, 289.  
 Crossobamus 312.  
 Crossopus 632.  
 Crossurus 326.  
 Crotaliden 270, 296.  
 Crotophaga 408.  
 — major 388.  
 Cryptobranchus 200, 225.  
 — alleghaniensis 198.  
 Ctenoidschuppen 14.  
 Ctenosauria 364, 368.  
 Cuculidae 446.  
 Cuculus 388.  
 Cuon 657, 674.  
 Cuvier 657.  
 Cyanoderma bradypyi 695.  
 — choleopi 695.  
 Cyclemys 299.  
 Cycloidschuppen 14.  
 Cycloturus 590, 617.  
 Cyclura 368.  
 Cygnus buccinator 468.  
 — olor 468.  
 Cynogale bennetti 633.  
 Cynognathus 247, 362, 530, 532.  
 Cypseliden 446.  
 Cypselus 395, 406, 502.  
 — apus 395, 502.  
 Cystignathen 203.  
 Cystophora 664.  
 Czermak 349.
- D.**
- Dachs 603, 652, 675.  
 Dactylopsila 614.  
 Dafla acuta 410.  
 Dahl 511.  
 Damhirsch 658, 705.  
 Darmatmung der Schmerlen 54.  
 Darmdrüsen 46 f.  
 Darmfalte 45.  
 Darmkanal der Fische 41 f.  
 Darmkiemen 49.  
 Darmlänge 46.  
 Darmrelief 47.  
 Darmtraktus 184, 541, 692.  
 Darmbein 244, 381.  
 Darwin, Charles 296, 336, 347, 348,  
 349, 461, 462, 463, 464, 467, 586, 651,  
 654, 655, 657, 701, 706.  
 Darwin, Erasmus 408.  
 Dasypeltis 339.  
 — seabra 310, 356.  
 Dasypodiden 562, 592.  
 Dasypus 590.  
 Dasyuridae 618, 681.  
 Dasyurus maugei 649.  
 — viverrinus 568, 649.  
 Daumen 626,  
 — falscher 6, 19.  
 Daumenschwielen 196.  
 Daunen 613, 618, 619.  
 Davies 401.  
 Deckfedern 415.  
 Deichler 438.  
 Delphinapterus 685.  
 Delphiniden 641.

- Delphinus 536.  
 — delphis 642, 645.  
 Delsaux 579.  
 Dendrelaphis 322.  
 Dendrobates 216.  
 — tinctorius 227.  
 — braccatus 216.  
 — trivittatus 216.  
 Dendrocolaptinae 388.  
 Dendrocopus major 471, 508.  
 — medius 508.  
 — villosus 508.  
 Dendrocygna 456.  
 Dendrophis 322.  
 Denkvermögen 21.  
 Denninger 321.  
 Dentale 248, 531.  
 Dendorff 682.  
 Dermochelys 254, 256, 297, 438.  
 Dermophis thomensis 215.  
 Derotremen 184, 200.  
 Descensus testicularum 566, 628.  
 Desmognathus fuscus 222.  
 Dexler 644.  
 Diapsiden 302, 326.  
 Dichoceros bicornis 390, 476.  
 Dickdarm 254.  
 Dickhäuter 699.  
 Dicondylie 247, 529.  
 Dicotyles 600.  
 Dicotylinae 676, 677.  
 Dicrostonyx 573.  
 Dicynodon 250.  
 Didelphyiden 618, 621, 659, 681.  
 Didelphys 527, 550, 670.  
 — marsupialis 621.  
 Didunculus 400.  
 Differenzierungstheorie der Zähne 670 ff.  
 Digitalis 288.  
 Digitigrad 604.  
 Dilator des Kehlkopfs 258.  
 Dimetrodon 367.  
 Dimorphodon 411.  
 Dinoceratidae 702.  
 Dinosaurier 237, 240, 244, 246, 248, 297,  
 301, 367, 371, 452.  
 Dinotherien 701.  
 Dimorphismus 649.  
 Diomedea albatrus 437.  
 — exulans 393.  
 — immutabilis 437.  
 — melanophrys 393.  
 Diphyodont 535.  
 Diplarthrie 605, 606.  
 Diplodocus 357.  
 Dipnoi 246.  
 Dipus 586, 599.  
 Dipsadiden 296, 317.  
 Dipsadomorphus 360.  
 Dismorphognathus africanus 226.  
 Dispholidus typus 370.  
 Distoechurus 656.  
 Ditmars 290, 291.  
 Döderlein 246, 676.  
 Dohlen 438, 477.  
 Dolichonyx oryzivora 434.  
 Dollo 297, 335, 336.  
 Doppelhornvogel 490.  
 Dorkinghühner 383.  
 Dornfortsätze 238.  
 Doryura 319.  
 Dottersackfischchen 120.  
 Doumergues 338.  
 Dracaena 326.  
 Drachen 320.  
 Draco 321, 345.  
 Drosseln 408.  
 Druck des Wassers 87.  
 Drucklinien der Knochenspongiosa 377,  
 490.  
 Drüsen 211, 279, 400, 553, 554.  
 Dryophis 322.  
 Du Chaillu 585.  
 Ducker 649, 658.  
 Duerst 504, 505, 708, 709, 713.  
 Dunker 424, 435, 438.  
 Dünndarm 253, 254, 387.  
 Durchsichtigkeit der Seen 88.  
 Dyphizerkie der Schwanzflosse 7.

## E.

- Echidna 530, 543, 553, 555, 556, 557, 588,  
 589, 656, 667.  
 Echidniden 696.  
 Echis 339.  
 — carinatus 310.  
 — coloratus 310.  
 Echten 257, 300.  
 Eckardt 435, 436, 438, 440.  
 Eckstein 568.  
 Eckzähne 654, 686, 699, 701.  
 Edelhirsch 656, 704, 705.  
 Edelpapagei 462.  
 Edentaten 542, 588, 617, 686.  
 Edestosaurus 332.  
 Egernia 311, 364.  
 Ei 196, 287, 387, 407—410.  
 Eiablage 110.  
 Eichbaum 425.  
 Eichhörnchen 437, 561, 583, 613, 622, 649,  
 651.  
 Eidechsen 240, 249, 250, 268, 270, 280,  
 289, 307, 317.  
 Eidechsenmutter 363, 370.  
 Eientwicklung 72, 118.  
 Eier der Fische, Hülle, Inhalt 67.  
 Eierschlange 356.  
 Eierstöcke 65, 287, 387.  
 — Größe derselben 66.  
 Eigenwärme 543.  
 Eigößen 68.  
 Eileiter 387.  
 Eimer 337, 338, 647.  
 Eingraben 229.  
 Eisbär 572, 652, 674.



- Eisvogel 405, 424, 471, 476, 492.  
 Eiweiß 387.  
 Eizahl 69.  
 Eizahn 386, 538.  
 Ektoparasiten der Fische 161.  
 Elachiston 356.  
 Elaphurus davidianus 703.  
 Elaps 340.  
 — corallinus 338.  
 Elasmotherium 612.  
 Eleh 554, 574, 609, 655, 705, 708.  
 Elefant 538, 559, 598, 600, 604, 610, 655,  
 658, 663, 664, 677, 678, 680.  
 Elefantenspitzmaus 665.  
 Elektrische Fische 155.  
 Elektrische Organe 18, 155.  
 Elephas maximus 679.  
 — trogontherii 679.  
 Elle 242, 450.  
 Ellipsoid in den Schzellen 278.  
 Elotherium 702.  
 Embryo des Fisches 73.  
 Emerson 200.  
 Emin Pascha 351.  
 Emu 479.  
 Emydura macquarrii 244.  
 Emys 267, 286.  
 — europaea 350.  
 — orbicularis 329.  
 — picta 290.  
 Enddarm 253, 287.  
 Endolympe 281.  
 Engystoma 203, 214.  
 Enhydryis 323, 343.  
 Enten 387, 406, 431, 455, 462, 467, 482,  
 513.  
 Entoparasiten der Fische 162.  
 Entz 648.  
 Enyloides 346.  
 Epicondylus 245.  
 Epicoracoid 241.  
 Epidermis 13, 270.  
 Epidermisleisten 341.  
 Epididymis 287.  
 Epiglottis 257, 387, 524, 539, 540, 642.  
 Epitoca 247.  
 Epiphyse 191, 279.  
 — doppelte 638.  
 — = Zirbel 263.  
 Epipterygoid 287.  
 Epipubis 244.  
 Episternalapparat 380.  
 Episternum 240, 241, 529.  
 Epistropheus 181, 239, 523.  
 Epithel 297.  
 Epitrochleus 245.  
 Erber 200.  
 Erbrütungsdauer 119.  
 Erdsalamander, nordamerikanischer 225.  
 Eremias 308, 311, 313.  
 — intermedia 312.  
 — velox 312.  
 Erethizon 562, 621.  
 Ericulus 696.  
 Erinaceus 530, 696.  
 Erismatura 452.  
 Erithacus rubecula 433.  
 Errera 582.  
 Eryops 301.  
 Eryx 305.  
 Escherich 349.  
 Eublephariden 313, 346.  
 Euelephas 678.  
 — hysudricus 679.  
 Eulen 394, 398, 424, 476, 492, 514, 516.  
 Eulenschwalm 394.  
 Eumeces 342.  
 — quinquelineata 337.  
 Eumetopias jubata 655.  
 Euneetes murinus 295, 322.  
 Euprepes sebae 268.  
 Euprotogonia 676.  
 Euryhaline Fische 77.  
 Eurytherme Fische 83.  
 Eusuchia 302.  
 Exanthemops rossi 410.  
 Exkretionsorgane 64.  
 Exoccipitalia 182, 247.  
 Extracolumella 247.  
 Extremität 243, 291, 307, 308, 380, 399,  
 601, 633.  
 Extremitätengürtel 237, 380.  
 Extremitätenskelett 9.  
  
**F.**  
 Fabricius ab Aquapendente  
 408.  
 Fächer 216.  
 Fadenmolch 209.  
 Fähigkeiten, geistige 21.  
 Fahnennachtschwalbe 463.  
 Falco fulvus 457.  
 Fallschirmeinrichtungen 206, 411, 622, 623.  
 Fambach 713.  
 Farbenanpassung der Fische 148.  
 Farbenempfindung 398.  
 Farbenunterscheidungsvermögen 37.  
 Farbenwechsel 207, 235, 341.  
 Farbstoffzellen 15.  
 Färbung 647.  
 — der Fische 15, 146 ff.  
 Farbwechsel der Fische 15 f., 147.  
 Farraglionieidechse 338.  
 Fasan 476, 479.  
 Faultier 542, 560, 590, 615, 617, 652, 654,  
 655, 668.  
 Federn 401 ff.  
 Feinde der Fische 471.  
 Feldsperling 471.  
 Felis 530.  
 — aurata 649.  
 Femoralporen 345, 346.  
 Femur 245.  
 Fenestra ovalis 280.  
 — rotunda 193, 280.

- Fersenhöcker 229.  
 F e B l e r 198.  
 Fettkörper der Eidechsen 294.  
 Fettschwalm 479.  
 Feuersalamander 207, 215, 228.  
 Fiber 632, 633.  
 Fibula 245, 246.  
 Fibulare 245, 246.  
 Fichtengimpel 505.  
 Filone 428.  
 F i s c h e r 595.  
 Fischotter 631.  
 Fischriesen 5.  
 Fissilinguia 252.  
 Fissura hippocampi 524.  
 Flamingo 459, 496, 519.  
 Fledermäuse 538, 570, 575, 577, 578, 579,  
     581, 624, 646, 656, 659, 665, 667, 688.  
 Fleisch der Fische 17.  
 Fleischfresser 142.  
 Fliegende Fische 10, 99 f.  
 Fliegenschnäpper 478.  
 Flossen 9 ff., 633, 635.  
 — Fehlen derselben 10.  
 — Umwandlung derselben 10.  
 Flossensaum 10.  
 Flossenträger 10.  
 Flötenvogel 485.  
 Flower 527.  
 Flugeinrichtungen 319, 336.  
 Flügeltaucher 449, 450.  
 Flughaut 411, 624.  
 Flugsaurier 321.  
 Flunder, Wanderung der 128.  
 Flußadler 486.  
 Flußpferd 640, 699.  
 Foetorius 698.  
 Foramen centralis 551.  
 — cordiforme 244.  
 — ect. u. entepicondyloideum 242.  
 — Monroi 264.  
 — obturatorium 244.  
 — Pannizzae 244.  
 — transversarium 527.  
 F o r b e s 490.  
 F o r e l 581.  
 Forellenzucht 166.  
 Formicarinae 388.  
 Fornix 266.  
 Fortpflanzung der Fische 102 f.  
 Fortpflanzungsorgane 65 f.  
 Fovea centralis 276.  
 Foveae 395.  
 F r a a s 325.  
 F r a n z 272, 276, 393, 394, 395, 396,  
     397.  
 Fregattvögel 492.  
 Fregilus 409.  
 Freßgier bei Fischen 44.  
 Freßlust der Fische 144.  
 F r e u n d 352, 644.  
 Friedrich 585.  
 F r i t s c h 201.  
 Frontale 247.  
 Frösche 180, 324.  
 Froschlurche 180, 182, 192, 209.  
 Fruchtbarkeit der Fische 104.  
 Fuchs 560, 562, 649, 650, 657.  
 Fulica 406, 408.  
 Fuligula 452, 395.  
 Fundusdrüsen 47.  
 F ü r b r i n g e r 240.  
 Furchenwale 629, 666.  
 Furchung der Eier 73.  
 Furcula 380.  
 Fusiformer Körpertypus 3.  
 Fuß 617, 632, 633.  
 — digitigrader, plantigrader 601, 602.
- G.**
- Gabelgemse 714.  
 G a d o w 188, 291, 314, 339, 340, 347, 348,  
     349, 350, 364, 372, 402, 457, 460, 510.  
 G a g e 335.  
 Galaginae 615.  
 Galeopithecus 564, 624, 688, 695.  
 Gallenblase 255.  
 Gallerte des Froschlaiches 196.  
 Gallinula 405.  
 Gampsosteonyx 202.  
 Ganglion ciliare 264.  
 — Gasseri 267.  
 — jugulare 268.  
 — opticum 275, 276.  
 — petrosus 268.  
 — semilunare 267.  
 Gänse 406, 424, 482, 456.  
 Gasgehalt des Wassers 79.  
 G ä t k e 424, 428, 429, 433.  
 Gaumen 303, 539, 641.  
 Gaumenbein 303.  
 Gaumendach 248.  
 Gaumengeiß 250.  
 Gaumenleisten 667.  
 Gaumensegel 253, 535, 539.  
 G a u p p 207, 530, 532.  
 Gavial 244, 302, 327, 352.  
 Gazelle 600.  
 Gebiß 535, 684, 699.  
 Geburtshelferkröte 196, 211, 221, 229.  
 Gecinus viridis 509.  
 Gecko 237, 280, 296, 308, 312, 314, 315,  
     319, 320, 321, 340, 345, 348.  
 — rhacophorus 320.  
 Gefäßsystem 56 f.  
 Gefieder 402.  
 Gefräßigkeit der Tiefseefische 44.  
 Gefühl 25, 547.  
 G e g e n b a u r 240, 316, 392, 557.  
 Gehirn 19, 190, 261 ff., 391, 542 ff.  
 Gehirnnerven 262, 391.  
 Gehör 646.  
 Gehörorgan 38 f.  
 Geier 398, 472, 493.  
 Gelber Fleck 531.



- Gelenkfortsätze 239.  
 Gemse 554, 609, 652, 655, 656, 708.  
 Geophaps 409.  
 Geomyda 301, 539.  
 — spinosa 354.  
 Geosaurus suevicus 325.  
 Gerhardt 568, 569.  
 Geruchsorgan 22.  
 Geruchssinn 641.  
 Geruchsvermögen 23.  
 Geschlechtsbestimmung 105.  
 Geschlechtscharaktere, sekundäre 654.  
 Geschlechtsmerkmale 102.  
 Geschlechtsorgane 289.  
 — der Fische 65 f.  
 Geschlechtsreife 105, 289.  
 Geschlechtstrieb 228.  
 Geschlechtsverhältnis 104.  
 Geschmacksknospen 24, 252, 270.  
 Geschmacksglieder 24, 258, 392.  
 Geschmackungsvermögen 24.  
 Geschwindigkeit der Fische 17.  
 — des Vogelfluges 422.  
 Gesicht 646.  
 Gesichtsmuskel 553.  
 Geßner 707.  
 Geweih 655, 701, 703, 704, 706.  
 Gibbon 616.  
 Giebel 527.  
 Giftdrüse 227, 252.  
 Giftfische 152 f.  
 Gilbert 649, 667.  
 Giraffe 527, 598, 600, 608, 610, 611, 642,  
 648, 649, 662, 668, 711, 712.  
 Girlitz 439.  
 Glandulae sublinguales 253.  
 Glaskörper 274.  
 Glattnasen 627.  
 Glauconiden 308.  
 Gleitgelenk 385.  
 Glischropus nanus 614.  
 Gloger 584.  
 Glossonycteris geoffroyi 667.  
 Glossophagen 668.  
 Glossopharyngeus 192, 268.  
 Glottis 257.  
 Glyptodon 526, 592, 698.  
 Gnu 598, 648, 707.  
 Goeldi 224.  
 Goethe 701.  
 Goette 241.  
 Goldfärbung 17.  
 Goldhähnchen 519.  
 Gonatodes humeralis 351.  
 Gorilla 560, 616, 658.  
 Gould 649.  
 Goura 400.  
 Grabtiere 305, 588.  
 Grandidier 581.  
 Grandryse Körperchen 270.  
 Grannenhaar 559.  
 Grant 457.  
 Grasmücken 484.  
 Graugänse 431, 466.  
 Graukopfpapageien 447.  
 Grayia 322.  
 Grebes 453.  
 Greifhand 619.  
 Greifschwänze 621, 622.  
 Grevé 649.  
 Grevyzebra 648.  
 Griffelbeine 606.  
 Größe des Fischkörpers 5.  
 Großhirnhemisphäre 392.  
 Groos 464, 471.  
 Grubenottern 270.  
 Grundfische 90, 95.  
 — Schutzfärbung der 147.  
 Grünspecht 508, 509, 510.  
 Grus 387, 406.  
 Grypotherium 534.  
 Guachara 502.  
 Guaninkristalle 15, 341.  
 Gudernatsch 644, 645.  
 Gürteltiere 559, 698.  
 Gymnodelphus 624.  
 Gymnophionen 180, 184, 193, 194, 196,  
 269, 280.  
 Gymnura alba 651.  
 — rafflesii 651.  
 Gypagus papa 388.  
 Gyps 394.
- H.**
- Haacke 447, 556, 562.  
 Haar 558 ff., 647.  
 Haarbüschel 646.  
 Haarkleid 558 ff., 571, 628.  
 Haarwechsel 564.  
 Habicht 478.  
 Habizl 433.  
 Häcker 469.  
 Haftapparate 313.  
 Haftlamellen 313.  
 Haftorgane 613.  
 Hager 359.  
 Hagmann 290, 295, 348, 350, 351, 352.  
 Halbaffen 554.  
 Halbdaunen 409.  
 Hale 579.  
 Haliaëtus 393, 394.  
 Hallersches Glöckchen des Fischeauges 31.  
 Hallux 452, 604.  
 Halsschlagadern 335.  
 Hammer 531.  
 Hammerkopf 477.  
 Hamster 573, 581, 586, 651, 652.  
 Hände 564, 589, 617, 633, 668.  
 Handschwingen 416.  
 Handwurzel 315, 382.  
 Hapalidae 618.  
 Hardersche Drüsen 235, 279, 644.  
 Hari 579.  
 Harnblase 287.  
 Harnleiter 287.

- Harnorgane 287.  
 Harnsäure 287.  
 Hartebeest 600.  
 Haselhühner 472.  
 Haselmäuse 581. 622.  
 Hasen 445, 585, 587, 647, 651, 652, 654, 658.  
 Haubensteißfuß 450. 480.  
 Hauer 654.  
 Haushuhn 467.  
 Hausmaus 569, 652.  
 Hausratte 652.  
 Haussperling 471.  
 Haut 13 f.  
 — als Schutz 699.  
 Hautatmung 187, 190.  
 Hautdrüsen 228, 235, 297, 523, 553, 656.  
 Hautfalten 622, 623.  
 Hautkiemen 49.  
 Hautpanzer 180, 629, 630.  
 Hautsinn 192, 269.  
 Hautsinnesorgane 25 f.  
 Hautskelett 13 f.  
 Hay 216.  
 Heck 589.  
 Hedin, Sven von 428, 431.  
 Heinemann 211.  
 Heinroth, Oskar 410, 435, 449, 454, 456, 458, 461, 465, 466, 468, 470, 471, 474, 480, 481, 482, 483, 569.  
 — M. 503.  
 Helm 432, 435.  
 Heloderma horridum 252, 311, 338, 361.  
 Hemientetes 696, 697.  
 Hemidactyliden 320.  
 Hemidactylus 241.  
 — platyurus 320.  
 Hemignathus 511.  
 Hemiphraktus 203.  
 Henne 480, 482.  
 Hentschel 642.  
 Hepatopankreas 46.  
 Hering, Wanderung des 125.  
 Heringe 437.  
 Hermaphroditismus 66.  
 Herodii 406, 409.  
 Herpetodryas carinatus 369.  
 Herpeton tentaculatum 324.  
 Herz 258, 268.  
 — der Fische 57.  
 Herzbeutel 254.  
 Herzblut 57.  
 Herzfunktion 58.  
 Herzgewichte 58.  
 Hesperornis 386.  
 Heß 272, 273, 276, 277, 278, 398, 644.  
 Heterocephalus 559.  
 Heterodon 339.  
 Heterodontie 362, 536.  
 Heterozerkie der Schwanzflosse 7.  
 Heuschreckensänger 503.  
 Hippocamelus 704.  
 Hippopotamus 553, 559, 605, 606, 687.  
 Hipposideridae 626.  
 Hirn s. Gehirn.  
 Hirnkapsel, knorpelige 247.  
 Hirsch 554, 569, 606, 647, 650, 656, 657, 658, 704, 705, 707.  
 Hirundo rustica 395.  
 Hoazin 382.  
 Hochstetter 350.  
 Hochzeitskleid 103.  
 Hoden 287, 566.  
 — der Fische 66.  
 Hoffmann 706.  
 Höhlenbär 674.  
 Höhlenfische 32.  
 Hohlvene 259.  
 Hohmeyer 433.  
 Holaspis 311.  
 Holland 486.  
 Homalobasisch 533.  
 Homalopsinae 324, 332.  
 Homo 530.  
 Homozerkie der Schwanzflosse 7.  
 Homoiodontie 536, 686.  
 Honigdachs 489.  
 Honigsauger 510.  
 Hoplurus 321.  
 Hören der Fische 39.  
 Hörflecke 281.  
 Hörner 702, 703, 708 ff.  
 Hörnes 476.  
 Hornhaut des Auges 30.  
 Hornhautakkommodation 274.  
 Hornkrallen bei Amphibien 202.  
 — der Vögel 394.  
 Hornpanzer der Reptilien 296.  
 Hornrabe 490.  
 Hornschnabel der Froschlurven 197.  
 Hornzähne bei Ornithorhynchus 667.  
 Horvath 578.  
 Hudson 471.  
 Hufe 606, 609, 699.  
 Hufeisennase 647.  
 Huhn 398, 459, 465.  
 Hühnergans 449, 497.  
 Hühnerhabicht 438.  
 Hühnervogel 472, 518.  
 Humboldt 295, 350, 353.  
 Humerus 381, 450.  
 Hund 553, 603.  
 — fliegender 695.  
 Husen 397.  
 Hutton 349.  
 Huxley 335.  
 Hyaemoschus 606.  
 Hyæna 675.  
 Hyænarctos 674.  
 Hydrochoerus 632, 633, 638, 659, 680.  
 — capybara 541.  
 Hydromys 537.  
 Hydrophiinen 324, 325, 332.  
 Hydrophyden 344.  
 Hydrostatische Funktion der Schwimmblase 62.



Hyla 205.  
 — faber 224.  
 — goeldii 220.  
 — nebulosa 222.  
 — resinificatrix 224.  
 Hylobates 616.  
 — agilis 656.  
 — syndactylus 618, 657.  
 Hylonomus 301.  
 Hymenochirus 194, 202.  
 Hynobius 200.  
 Hyperdactylie 334.  
 Hyperoodon 526, 527.  
 Hyperphalangie 243, 334, 636.  
 Hypoischium 244.  
 Hypophyse 263.  
 Hypselodont 680, 681.  
 Hypsignathus 656, 661.

## I.

Ibis 406, 494.  
 Ichthyoden 184, 192.  
 Ichthyoidea 180.  
 Ichthyomys 632.  
 Ichthyophis glutinosus 216.  
 Ichthyornis 377, 386.  
 Ichthyosaurier 240, 241, 297, 301, 324, 326, 328, 330, 331, 332, 335, 336, 352.  
 Ichthyosaurus quadriscissus 334.  
 Idiurus 624.  
 Iguana 248, 326, 336, 362.  
 Iguaniden 307, 309, 315, 321, 326, 345, 347, 371.  
 Iguanodon 249, 371, 372, 374.  
 — bernissartensis 371.  
 Igel 363, 561, 568, 658.  
 Ileum 182, 244.  
 Iltis 652.  
 Ilysiiden 306, 307.  
 Imponierstellung des Schwans 516.  
 Incubatorium 555.  
 Indris 618, 622, 657.  
 Indrisinae 616.  
 Infundibulum 191, 263.  
 Inguinaldrüsen 348.  
 Inguinaltaschen 559.  
 Inkubationsdauer der Fischeier 119.  
 Insektenfresser 254, 565.  
 Insektivoren 526, 530, 681.  
 Integument 268.  
 Intermedium 243, 246.  
 Intervertebralscheiben 526.  
 Inuus erythraeus 575.  
 Inzisiven 701.  
 Iris 272, 273.  
 Irismuskulatur 398.  
 Irrgäste 428.  
 Ischio-pubis 182.  
 Ischium 244, 372.  
 Isepiptesen 424.  
 Isodectes 243.  
 Ithagines 515.

## J.

Jacobsonsches Organ 199, 271.  
 Jaekel 180, 246.  
 Jaguar 648.  
 Jako 410.  
 Japha 629.  
 Javaflugfrosch 206.  
 Javagecko 340.  
 Jentink 655.  
 Joehbogen 302, 385, 523, 524.  
 Jodothyren 261.  
 Jones 253, 255.  
 Judasaffe 655.  
 Jugale 248.  
 Jynx torquilla 509.

## K.

Kachelot 685.  
 Kachuga tectum 354.  
 Kakadu 410.  
 Kälteeinfluß des Wassers 84.  
 Kamel 600, 610, 662, 687, 691, 701.  
 Kamm s. Pekten.  
 Kammerer 196, 207, 215, 338, 340, 651, 652.  
 Kammolch 209, 212, 213, 214.  
 Kämpfe der Männchen 106.  
 Kampfläufer 514.  
 Kanarienvogel 459.  
 Känguruh 528, 599, 619, 688.  
 Kaninchen 585, 587, 658.  
 Kanonenbein 606.  
 Kapillaren 259.  
 Kapotter 675.  
 Kardiamagen 253.  
 Karpaldrüsen 554.  
 Karpfen, Nahrung des 143.  
 Karpfenzucht 166, 167.  
 Karpus 182.  
 Kasarkaente 466, 474.  
 Kastanien 554.  
 Kasuare 402, 448, 514, 515.  
 Kathariner 251, 323, 335, 349.  
 Katze 603, 613, 675.  
 Katzenbär 674.  
 Katzenfell 341.  
 Kaubewegung 669, 680.  
 Kea 501.  
 Kehlfurchen 646.  
 Kehlkopf 255, 257, 387, 388, 641, 661, 656.  
 Kehlkopfdeckel 539.  
 Kehlsäcke 347, 657.  
 Kelle des Bibers 633.  
 Kerbert 225.  
 Kiebitz 514, 517.  
 Kiefer 41, 659, 665, 667.  
 Kieferbogen 9.  
 Kiemen 41 f., 186, 187.  
 Kiemenblättchen 50.  
 Kiemendeckel 9.  
 Kiemenfilter 44.

Kiemenspalte 268.  
 Kionokrane Saurier 247.  
 Kiwi 396, 494.  
 K l a a t s c h 660.  
 Klafischnabel 491.  
 Klapper der Klapperschlange 348, 349.  
 Klapperschlange 348, 363, 372.  
 Klauensäckchen 554.  
 Kleiber 445, 519.  
 Kleinhirn 191, 265, 392.  
 Kleinschmidt 432.  
 Kletterfische 10, 98.  
 Kliesche, Wanderung der 127.  
 Klitoris 289.  
 Kloake 287, 289.  
 Klunzinger 206.  
 Knoblauchkröte 209, 225, 229.  
 Kobelt 341, 434, 435, 438, 440, 441, 648.  
 Robert 360.  
 Koch 581.  
 Kogia 685.  
 Kolibri 457, 464, 478, 502, 511.  
 Kölliker 458.  
 Kolon 254, 541.  
 Kommensalismus der Fische 159.  
 Kondor 410.  
 Königseiger 388.  
 Königspinguin 475.  
 Königsweihe 516.  
 K ö n i n c k 579, 582.  
 Konjunktivaldrüsen 645.  
 Konkreszenztheorie 682.  
 Konvergenzerscheinungen für Mimikry 339, 340.  
 Kopfgruben der Grubenottern 230.  
 Kopulation bei Haien und Zahnkarpfen 109.  
 — der Landsalamander 213.  
 Kopulationsorgane 12, 72.  
 Korallenschlange 339.  
 Korium 297.  
 Kormoran 454, 492.  
 Körperform 3.  
 Körpergestalt 3.  
 Körpertemperatur der Säugetiere 543.  
 Kraftleistungen der Fische 40.  
 Kragenechse 371.  
 Krähe 408, 418.  
 Krähenarten 424.  
 Kralle 227, 618, 695, 699.  
 Krallenne 618.  
 Krallenfrosch 194, 202.  
 Kranich 418, 425, 431, 434, 462, 477, 487, 519.  
 Kranichgeier 487.  
 Krankheiten der Fische 161 f.  
 Krause 276, 587.  
 Krebsotter 675.  
 Krefft 230, 338, 347, 369.  
 K r e m e n t z 575, 583.  
 Kreuzbeinanschwellung 392.  
 Kreuzkröte 228.  
 Kreuzotter 363.  
 Kreuzschnabel 503, 504, 513.

Kreuzungen der Fische 134 f.  
 Krokodil 244, 246, 251, 253, 254, 255, 256, 257, 267, 268, 279, 280, 287, 289, 295, 297, 301, 302, 303, 304, 325, 327, 334, 335, 348, 350, 354, 355, 364, 374, 475.  
 Krokodilier 235, 239, 240, 241.  
 Krokodilwächter 520.  
 K r u k e n b e r g 409.  
 Kuckuck 435, 438, 458, 474, 484, 485.  
 Kuhreiher 520.  
 K ü k e n t h a l 628, 629, 637, 638, 641, 642, 645, 666, 682.  
 Künstliche Fischzucht 165.  
 Küstenfische 90, 91.  
 Kutis 13, 270.  
 Kutispapille 297.

## L.

Labialschilder 270.  
 Labyrinth 40, 280, 281, 388.  
 Labyrinthodontia 184.  
 Labyrinthorgane 51 f., 56.  
 Lacerta 237, 238, 241, 248, 343.  
 — agilis 342.  
 — echinata 364.  
 — fumana 340.  
 — litoralis 338.  
 — major 337.  
 — muralis 340.  
 — — fusca 344.  
 — ocellata 211, 268, 338, 343, 350.  
 — oxycephala 341.  
 — pater 341, 343.  
 — serpa 341.  
 — viridis 337, 341, 342, 356.  
 — — major 341.  
 — vivipara 294, 343, 352, 571.  
 Lacertiden 308, 311, 346.  
 Lacertilien 238, 239, 254.  
 Lachesis 339.  
 — lanceolatus 337, 363.  
 Lachs, Wanderung des 128, 437.  
 Lacrimale 248.  
 Lagna 193, 280.  
 Lagopus 408.  
 Lagothrix 563, 621.  
 Laichwanderungen der Fische 125.  
 Laichzeit 105.  
 Lama 600, 610.  
 Lamelliostres 387, 401, 405, 409.  
 Lämmergeier 472.  
 Landsalamander 213.  
 Landschildkröten 288, 296, 301.  
 Landwanderung der Fische 125.  
 Langaha 322.  
 Längsstreifung 647.  
 L a n k e s t e r 642, 710, 711, 712.  
 Lanthanotus borneensis 301.  
 Lappentaucher 484.  
 Laridae 406.  
 Larus 393.  
 Larven 120, 197.



- Larven neotenische 198.  
 Larvenorgane 197, 570.  
 Larventaucher 405.  
 Larvenwanderungen 125.  
 Larynx 510.  
 Lasionycteris noctivagans 575.  
 Lasiurus cinereus 575.  
 Lataste 213.  
 Laubenvogel 469, 478.  
 Laubfrosch 196, 208, 214.  
 Laubvogel 433.  
 Laufhühnchen 462, 463, 468.  
 Laufknochen 383, 468.  
 Lauterzeugung 40.  
 Lebendgebärende Fische 71, 118.  
 Lebensdauer 6.  
 Leber 46, 249, 255.  
 Leboucq 636.  
 Leche 593, 598, 624, 627.  
 Lederhaut 13, 391, 401.  
 Lederschildkröte 297, 300.  
 Lehrs 337, 350.  
 Leiber 507.  
 Leiernachtschwalbe 464.  
 Leisewitz 642.  
 Leithaar 559, 561.  
 Leithahn 518.  
 Leittier 658.  
 Lémminge 437, 574.  
 Lemur macaco 657.  
 Lemuren 530, 564, 670, 687.  
 Leopard 561, 648.  
 Lepidosteus 247.  
 Leporiden 600.  
 Leptobranchium carinense 229.  
 Leptodactylus 210.  
 — mystacinus 223.  
 Lepus 550.  
 Lerchen 393, 424, 468.  
 Leuchtfunktion 29.  
 Leuchtorgane 27, 94.  
 Leuckart 273, 382.  
 Leukophoren 15.  
 Leukozyten 201.  
 Leydig 261, 269, 294, 337, 338, 494,  
 652, 647.  
 Lichanura 306.  
 Lichtintensität der Strahlen 89.  
 Lichtverhältnisse im Wasser 88.  
 Liebespiele 107, 349.  
 Lillenthal 416.  
 Lillie 642, 643, 645.  
 Limicolae 387.  
 Limitans externa 274.  
 Limnogale 633.  
 Limosa rufa 432.  
 Lindsay-Johnson 396, 549, 550.  
 Linné 457.  
 Linse 272, 274, 395.  
 — im Auge 32.  
 Liodon 332.  
 Liolepis 344.  
 Liosaurus 391.  
 Lippen 538, 661, 662.  
 Lippendrüsen 252.  
 Lipochrome 15.  
 Lobi haemisphaerici 263, 265.  
 — olfactorii 191, 264, 392, 524, 641.  
 — optici 263.  
 Löffelente 497.  
 Löffler 494.  
 Lönnberg 254, 649, 650, 652, 675, 685,  
 692.  
 Loos 197.  
 Lophodont 680.  
 Lophura 326, 336, 345.  
 — amboinensis 238.  
 Lorisinae 646.  
 Löwe 561, 648, 655, 656, 657.  
 Loweg 562.  
 Löwis, von 472.  
 Loxodon 678, 679.  
 Lucanus, von 429, 430.  
 Luchs 646.  
 Ludwig Ferdinand, Prinz von  
 Bayern 507.  
 Luftatmung der Fische 53 f.  
 Luftauge 35.  
 Lufthöhlen der Schädelknochen 711.  
 Luftreservoir 335.  
 Luftröhre 255, 335.  
 Luftsäcke 389, 390.  
 Lumme 394, 424.  
 Lunge 185, 186, 189, 255, 258, 335, 369,  
 388, 523, 542, 645.  
 Lungenkapillaren 390.  
 Lungenvenen 260.  
 Luperosaurus 320.  
 Lutra 632.  
 — capensis 675.  
 — cinerea 633.  
 Lycaon 603, 657.  
 — pictus 650.  
 Lydekker 703.  
 Lygodactylus picturatus 314.  
 Lygosoma 307.  
 — cyanura 337.  
 Lymphgefäße 60, 260.  
 Lymphherzen 260.  
 Lyriocephalus 318, 345.  
 Lytorhynchus 306, 308.
- M.**
- Mabuia quinquetaeniata 337.  
 Machairodus 699.  
 Macrauchenia 527.  
 Macrodipteryx 463.  
 Macropsalis lyra 464.  
 Macropteryx 517.  
 Macropus 527, 530, 533, 562.  
 — rufus 650, 654, 655.  
 — unguifer 561.  
 Macrorhinus 654, 664.  
 — leoninus 655.  
 Macroscelidae 598.

- Macroscincus 315.  
 Macula lutea 551.  
 Madenhacker 520.  
 Magen 44, 249, 253, 386, 387, 541, 688.  
 Magensäure 48.  
 Mähne 561, 655, 699.  
 Mähnenhund 674.  
 Mähnenschaf 655.  
 Majaquaeus gouldi und parkensoni 234.  
 Makrosmatisch 548.  
 Malaclemmys centrata 373.  
 M'Aldovies 408.  
 Malpighische Schicht der Haut 286, 341.  
 Mamillenschicht 407, 408.  
 Mammae 555.  
 Mammarapparat 554 ff.  
 Mammartaschen 556.  
 Mammot 612, 678.  
 Manatus 326, 644, 645, 692.  
 Mancus quadridigitatus 194.  
 Mandarinente 481.  
 Mandrill 651.  
 Mangili 581.  
 Maniden 594, 615, 622, 667.  
 Manis 533, 534, 562, 599, 666.  
 — gigantea 622.  
 — pentadactyla 658.  
 — temmincki 622.  
 Mantella ebenauai 209.  
 Manubrium sterni 529.  
 Marabu 493.  
 Marder 583, 613, 675.  
 Mareca penelope 410.  
 Marek 442.  
 Marès 579.  
 Marey 420.  
 Marmosa 614.  
 Marmotta 585.  
 Marshall 452, 490, 505, 519.  
 Marsupialier 537.  
 Marsupialtaschen 557.  
 Marsupium 555, 557.  
 Mastodon 677.  
 — angustidens 677.  
 — turicensis 677.  
 Mastodonten 701.  
 Matamataschildkröte 348.  
 Matthew 709.  
 Mauereidechse 313, 352.  
 Mauersegler 479, 502.  
 Maulbrüter 115 f.  
 Maulwurf 586, 588, 593, 595, 596, 603, 619, 664.  
 Maurer 564.  
 Mausern 405.  
 Maxillare 248.  
 Meckern der Schnepfe 462.  
 Medulla oblongata 392.  
 Meerechse 336.  
 Meerforelle, Wanderung der 129.  
 Megacephalum maleo 475.  
 Megachiroptern 668.  
 Megadonidae 625.  
 Megalobatrachus 225.  
 Megapodius duperreyi 475.  
 Megatherium 605.  
 Meise 519.  
 — amerikanische 513.  
 Melanerpes formicivorus 514.  
 Melanismus 206, 333, 340, 649.  
 Melano 650, 651.  
 Melanophoren 15.  
 Meliphaginen 511.  
 Mendelsches Gesetz bei Fischen 136.  
 Menopoma 200.  
 Mensch 603.  
 — als Fischfeind 164.  
 Menschenaffen 652.  
 Menzbier 425, 434, 440.  
 Mergiden 388.  
 Merkel 270.  
 Merops apiaster 439.  
 Merzbacher 578, 581, 582.  
 Mesasaurier 336.  
 Mesasuchia 335.  
 Mesaxonia 604.  
 Mesenterium 254.  
 Mesoplodon 685.  
 Metacarpalia 243, 382.  
 Metacarpus 243, 450.  
 Metachirus 614.  
 Metamorphose 120 f., 189, 192, 193, 194.  
 Metapodien 603, 606, 607, 608, 610.  
 Metatarsalia 246, 383.  
 Metopiana peposaca 486.  
 Metopoceros cornutum 345.  
 Metriorhynchidae 298.  
 Microchiroptern 646.  
 Micropternus 476.  
 Microsauria 301.  
 Microtus oeconomus 586.  
 Middendorff 424, 571, 572, 574, 575.  
 Mikrosmatisch 548.  
 Milchdrüsen 555, 558.  
 Milchgebiß 537, 688.  
 Milchinzisiven 688.  
 Miller, Gerrit S. jr., 576, 625.  
 Milz 47, 261.  
 Mimetozoon 319, 320.  
 Mimikry 149, 150, 317, 339, 648, 695.  
 Mimikrytheorie 317, 339.  
 Miram 350.  
 Mitteldarm 253, 254.  
 Mittelhirn 262, 265, 267, 276.  
 Mittelspecht 506.  
 Moeritherium 647.  
 — trigonodon 677.  
 Mokassinschlange 373.  
 Molaren 670, 671, 675, 676, 677.  
 Molche 212.  
 Molge cristata 209.  
 — pyrrhogastra 209.  
 — vulgaris 209.  
 — waltlii 209, 227.  
 Moloch 365.  
 Molossidae 625.



- Momotus 446.  
 Mönchsittich 477.  
 Monedula 409.  
 Monocondylie 247.  
 Monodelphier 537, 559.  
 Monophyodontie 250.  
 Monotremen 529, 543, 538 (Eizahn), 543,  
 557, 565, 567, 620.  
 Moorhuhn 457, 471.  
 Moorschneehuhn 461.  
 Morgan 585.  
 Mosasaurier 326, 334, 335.  
 Moschiden 700.  
 Moschusdrüsen bei Reptilien 297.  
 Moschusgeruch bei Reptilien 345.  
 Moschusochs 571, 572, 652, 707.  
 Moschusratte 373.  
 Moschustier 658.  
 Motacilla 395.  
 Möwe 389, 408, 420, 424, 492, 517.  
 Müllersche Fasern 274.  
 Multituberculaten 686.  
 Munddrüsen 304.  
 Mundhöhle 41, 184, 249.  
 Mundspalte 665, 666.  
 Mungo 363.  
 Murmeltier 579, 580, 581, 586.  
 Muschel der Nase 270, 392.  
 Musculus ciliaris 272.  
 — compressor laryngis 257.  
 — dilatator laryngis 257.  
 — genioglossus 226, 252.  
 — geniohyoideus 509.  
 — hyoglossus 252, 353.  
 — hyomaxillaris 268.  
 — hypoglossus 226.  
 — obliquus 267.  
 — — externus 205.  
 — orbicularis panniculi 696, 697.  
 — pectoralis 205.  
 — pupillae 272.  
 — rectus externus 267.  
 — retractor bulbi 193, 264.  
 — sphincter pupillae 272.  
 — sternocleidomastoideus 268.  
 — temporomandibularis 302.  
 — trapezius 268.  
 — triceps 242.  
 Muskulatur 17, 193, 283, 399, 552.  
 Muskelapparat des Auges 278.  
 Mus minutus 622.  
 Musophagidae 446, 458.  
 Mutationen bei Fischen 132.  
 Mutualismus bei Fischen 159.  
 Mycator 632.  
 Mycetes 621, 649, 655, 657.  
 Myocommata 17.  
 Myogale 632, 633, 665.  
 — moschata 631, 699.  
 Myrmecobius 667, 686.  
 Myrmecophaga 527, 538, 562, 588, 589,  
 591, 666, 686, 692.  
 Myomeren 17.  
 Mystacoceti 641.  
 Mystacopodidae 625.  
 Myxopoda 614, 626.  
  

**N.**

 Nachhirn 262, 266.  
 Nachtfalke 465.  
 Nachtigall 464.  
 Nachtschwalbe 465, 480, 501, 502, 516.  
 Nackenplatten bei Weichschildkröten 299.  
 Nägel 618, 626, 635.  
 Nagetiere 538.  
 Nährtiere der Fische 139.  
 Nahrung der Fische 137 ff.  
 Naja 290.  
 — bungarus 370.  
 — nigricollis 360.  
 Najiden 365, 370.  
 Namakwafeldhuhn 436.  
 Nandu 479.  
 Naosaurus 238, 367.  
 Narwal 537, 629.  
 Nasale 247.  
 Nasalis 664.  
 Nase 22, 246, 392, 601, 665.  
 Nasenbär 538, 649, 665.  
 Nasenbeine reduziert 601.  
 Nasengrube 264.  
 Nasenkakadu 501.  
 Nasenlöcher 393.  
 Nashörner 538, 598, 662.  
 Nashornvogel 479, 482.  
 Nasiterna 447.  
 Nasua 674.  
 Natalidae 625.  
 Nattern 351, 370.  
 Naumann 457, 503.  
 Nebenfahne 403.  
 Nebenniere 261.  
 Necrolestes 598.  
 Nectogale 613, 632.  
 Nectomys 632.  
 Necturus 198, 199.  
 Nehring 676.  
 Nektarinien 457, 511.  
 Nektonische Fische 90, 91.  
 Neophocaena 620.  
 Neophron 493.  
 Neotenie 198.  
 Nerven 270.  
 Nervensystem 19 f.  
 — sympathisches 269.  
 Nervus abducens 267.  
 — accessorius 268.  
 — acusticus 192.  
 — facialis 192, 267, 268.  
 — glossopharyngeus 192, 267, 507.  
 — hypoglossus 268.  
 — obturatorius 244.  
 — oculomotorius 267.  
 — olfactorius 266, 270, 641.  
 — opticus 266.

Nervus sympathicus 267.  
 — trigeminus 267, 269.  
 — vagus 192, 268.  
 Nerz s. Nörz.  
 Nestbau 585.  
 Nester 583, 584.  
 Nestflüchter 405, 480, 569, 659.  
 Nesthocker 405, 480, 569, 659.  
 Nestkleid 405.  
 Nestorpapagei 501.  
 Netzhaut 271, 274.  
 — des Auges 32.  
 Niere der Fische 64.  
 Nieren 287.  
 Nilgänse 466.  
 Nilkrokodil 351, 372, 373.  
 Nilpferd 324, 628, 631, 659, 691.  
 Nitzsche 714.  
 Nitsch 393, 405.  
 Nomarthal 526.  
 Nopcsa 411.  
 Nordgans 433.  
 Nordmann 223.  
 Nörz 631, 632, 652, 675.  
 Nothosauriden 330.  
 Nothosaurus 357.  
 Notoryctes 592, 593, 594, 597.  
 Nototrema marsupiatum 219, 220.  
 — oviferum 219.  
 — pygmaeum 220.  
 Nubilia 319.  
 Numenius 395.  
 Nycteridium 319.  
 Nyctosaurus 321.  
 Nyctibius grandis 502.  
 Nycticebus 615.  
 Nyroca vallisneria 431.

## O.

Oberarm 241, 291, 381.  
 Oberflächenfische, Schutzfärbung der 146.  
 Oberhaut = Epidermis 13, 286.  
 Oberhäutchen des Eies 407.  
 Oberkiefer 303.  
 Oberschenkel 245, 291, 383.  
 Ochsenfrosch 209.  
 Odontoceti 641.  
 Odontolcae 386.  
 Odontormae 386.  
 Öduridae 343.  
 Oestrelata cooki 234.  
 — hypoleuca 437.  
 Ogilvie 457.  
 Ohr 193, 280, 296, 392, 398, 548, 598, 627, 642, 646.  
 Okapi 558, 598, 608, 610, 611, 711, 712.  
 Olecranon 242.  
 Ölkugeln in den Sehzellen 278.  
 Olm 198, 203.  
 Onychodaetylus 194, 202.  
 Oorhodin 407.  
 Operculum 193.

Operkularapparat 9.  
 Ophichthys colubrinus 339.  
 Ophiderpeton 202.  
 Ophiopsisepsidae 308.  
 Opisthocomus hoazin 406, 412.  
 Opisthotica 247.  
 Opponierbarkeit des Daumens 619.  
 Opticusscheide 271.  
 Orang-Utang 584, 657, 658.  
 Orbita 278.  
 Oreocephalus cristatus 365.  
 Organische Substanzen des Wassers 76.  
 Ornithomimus 246.  
 Ornithopoda 297, 372.  
 Ornithorhynchus 538, 632, 638, 656, 667, 686.  
 Orthopoda 371.  
 Ortsgedächtnis 21.  
 Orycteropus 666.  
 Osborn 302, 669, 676, 681.  
 Osburn 332.  
 Os cornu 709.  
 — falciforme 596, 619.  
 — penis 568.  
 — praenasale 664.  
 Os good 376.  
 Osmose der Fischlarven 123.  
 Ösophagus 249, 255.  
 Otaria 326, 633.  
 Otariiden 633, 634.  
 Otocryptis 345.  
 Otoeyon 686.  
 Otolithen 38.  
 Ottern 370, 638, 639, 641, 642, 652, 675.  
 Oudenodon 250.  
 Oval der Schwimmblase 60.  
 Ovarium 195.  
 Ovidukt 287.

## P.

Paarung 469.  
 Paarungsspiele 212.  
 Paarzeher 604.  
 Pachyura 656.  
 Palaeognatha 411.  
 Palaeohatteria 301.  
 Palaeomastodon 677.  
 Palamedea 404, 406, 514.  
 Palamedeiden 378.  
 Palatinum 248, 249, 335, 385.  
 Pallas 409, 574.  
 Pallium 265.  
 Palmatogecko 313.  
 Palmén 424, 425, 433.  
 Paludicola 212, 214, 229.  
 — fuscomaculata 229.  
 — gracilis 224.  
 Pampasreh 704.  
 Panda 674.  
 Pandion 393.  
 Pankreas 46, 249, 254.  
 Panniculus adiposus 629.



- Pantholops 601.  
 Panzer bei Walen 630.  
 Panzerung der Gürteltiere 697.  
 Papagei 381, 394, 400, 401, 405, 447, 476, 493, 497.  
 Parabronchien 388.  
 Paradiesvogel 463.  
 Parasiten der Fische 161 f.  
 — Fische als 160.  
 Parasphenoid 183, 248.  
 Paraxonia 604.  
 Pareiosauria 247, 249, 301.  
 Parenchym 389.  
 Parietalauge 191, 263, 279.  
 Parietale 247.  
 Parotiden 194.  
 Parreidt 396.  
 Parridae 455.  
 Pars olfactoria und respiratoria der Nase 270.  
 Passarge 436, 576.  
 Passeres 387, 405.  
 Patagium 382, 383.  
 Patella ulnae 242.  
 Pauke 280, 388.  
 Pecari 691.  
 Pecten 276, 396, 397, 549.  
 Pelagische Eier 111.  
 — Fische 90, 93.  
 Pelamis 323.  
 Pelargi 384, 409.  
 Pelikan 390, 407, 454, 495, 496, 506, 518.  
 Pelobates 229.  
 — fuscus 209.  
 Pelobatidae 193.  
 Pelobatiden 280.  
 Pelodytes 210.  
 Peltephilus ferox 703.  
 Pelzflatterer 659.  
 Pembrey 579.  
 Pendulationstheorie 304.  
 Penis 289, 387, 524.  
 Penisknochen 568.  
 Penisstacheln 343.  
 Peposacaente 454.  
 Perameles 527.  
 — obesula 658.  
 Peramys 558.  
 Peridix 409.  
 Perennibranchiaten 186, 199, 216.  
 Perianalporen 346, 555, 557.  
 Perilymphe 281.  
 Perlausschlag der Fische 137 ff.  
 Perlen, künstliche 15.  
 Perlhühner 518.  
 Perodicticus 615.  
 Petauroides 624.  
 Petaurus 624.  
 Peters 624.  
 Petrodomus 598.  
 Petrogale 530.  
 Pfau 378, 464, 465.  
 Pfefferfresser 489.  
 Pfeifhase 587.  
 Pferd 467, 530, 606.  
 Pflanzen als Parasiten der Fische 162.  
 Pflanzenfresser 143.  
 — Darm der 254.  
 Pflüger 581.  
 Phacochoerus 680, 700.  
 Phalangen 243.  
 Phalanger 527.  
 — maculatus 649, 655.  
 Phalangeriden 621.  
 Phalaripiden 474.  
 Phaneroglossa 184.  
 Pharynx 249, 253, 255, 539.  
 Phascolaretos 614.  
 Phascolomys 687.  
 Phasianiden 515.  
 Phasianus 409.  
 Phoca 326.  
 Phocaena 326, 629.  
 Phociden 633, 634, 635, 642.  
 Pholidota 667, 686, 692.  
 Phoenicopterus 406, 409.  
 Phototaxis der Fische 92, 123.  
 Phryniscus 214.  
 Phrynocephalus 308, 309, 312, 313.  
 — interscapularis 313.  
 — mystaceus 370.  
 — raddei 313.  
 Phrynosoma 283, 309, 313, 365.  
 — coronatum 308.  
 Phyllobates 227.  
 Phyllodactylus 319.  
 Phyllomedusa 204, 223, 446.  
 — hypochondrialis 223.  
 Physeter 654, 685.  
 Physignathus 326, 336.  
 — lesueurii 371.  
 Pica 409.  
 — pica 471.  
 Picariae anisodactylae 446.  
 Picoides 446.  
 Pictet 651.  
 Picus martius 509.  
 Pigment 460.  
 Pigmentfarben 458.  
 Pike 478.  
 Pilz 695.  
 Pinguine 377, 385, 405, 407, 449, 450, 451, 452, 475, 476, 480, 486, 513.  
 Pinicola enucleator 505.  
 Pipa 184, 187.  
 Pipistrellus abramus 575.  
 Pirol 438.  
 Pithecia 649, 655.  
 Pityophis melanoleucus 351.  
 Placodermi 246.  
 Plankton 140.  
 Planktonfresser 140 f.  
 Planktonische Fischeier 77.  
 Plantigradie 603.  
 Platisma myoides 553.  
 Plattfische, Entwicklung der 121.

- Platurus 325.  
 — colubrinus 339.  
 Platycercus 381.  
 Platydictylus 268, 283.  
 Pleodont 249.  
 Plesiometacarpalia 606.  
 Plesiosaurier 240, 297, 324, 326, 328, 330, 331, 332.  
 Plesiosaurus homalospondylus 331.  
 Plethodontidae 200.  
 Pleura 542.  
 Plexus cervico-brachialis 268.  
 — lumbo-sacralis 269.  
 Plioplatecarpus 336.  
 Pluvianus aegypticus 372.  
 Pneumatizität 377, 389.  
 Pocock 649.  
 Podargus 388, 404, 409.  
 — strigoides 395, 502.  
 Podiceps 406, 408, 409.  
 Podocnemis 353, 356, 357.  
 — expansa 350.  
 Polacanthus 366.  
 Polarfuchs 652.  
 Polionetta poecilorhyncha 469.  
 Polychrus 321, 341.  
 Polygamie bei Fischen 106.  
 Polypterus 247.  
 Polyplektrum 515.  
 Porcellaria 234.  
 Porphyrio melanotus 412.  
 Postfrontale 247.  
 Postpubis 245.  
 Postoperculare 248.  
 Postorbitale 247, 248.  
 Potamogale 618, 632, 633, 641.  
 Potos 621, 622.  
 Potto 446.  
 Pottwal 636, 642.  
 Präfrontale 248.  
 Prämolaren 670, 671, 674, 675, 676, 701.  
 Präoperculare 248.  
 Präreeule 372, 476.  
 Prästernum 529.  
 Preeble 575.  
 Priodon 591.  
 Priodontes 528, 529, 536, 592.  
 Proatlas 239.  
 Procavia 542, 604.  
 Procaviiden 564, 613, 680, 687.  
 Processus clavicularis 241.  
 — coracoideus 529.  
 — supraorbitalis 640.  
 — transversi 239.  
 — uncinatus 375.  
 Procoracoid 241.  
 Procyon 674.  
 Prodelphinus longirostris 684.  
 Pronation 620.  
 Propithecus 541, 622.  
 Prootica 247.  
 Proreptilia 301.  
 Prosimier 618, 701.  
 Prostata 289.  
 Prostherapis 216.  
 Proteus 198, 199, 203.  
 Proteles 686.  
 Protoceratinae 701.  
 Protorosauria 301.  
 Protorosaurus 301.  
 Prunelle 581, 582.  
 Przewalski 694.  
 Pseudobranchus 199.  
 Pseudochirus 584, 614, 624.  
 Pseudomimikry 149.  
 Pseudoparadoxa 198.  
 Pseudophryne australis 224.  
 Pseudopus 365.  
 Pseudosuchia 297.  
 Psittaci 404, 446.  
 Ptenopus 312.  
 Pteranodon 250.  
 Pteroclididae 408, 444.  
 Pterodactylus 321.  
 Pterogale 562.  
 Pterois 340.  
 Pteromyinae 624.  
 Pteropinae 629.  
 Pteroptochinae 388.  
 Pteropus 530, 699.  
 Pterosaurier 237, 240, 241, 244, 301.  
 Pterygoid 247, 248, 249, 303, 334, 335, 641.  
 Pterylae 405.  
 Ptychozoon 314, 320.  
 — homalocephalum 319.  
 Ptyodactylus 312.  
 Pubis 244, 372.  
 Puderdaunen 408.  
 Puffiniden 234.  
 Puffinus breviceaudatus 234.  
 — gavius 234.  
 Puffotter 370.  
 Pulpa 249.  
 Puma 361.  
 Pupille 31, 272, 296.  
 Putorius 698.  
 Pütter 277, 644.  
 Püttersche Theorie 145.  
 Putzhändchen 564.  
 Pycnonotus 410.  
 Pylorusanhänge 45.  
 Pylorusdrüsen 47.  
 Pylorusmagen 253.  
 Python 259, 290.  
 — reticulatus 351.  
 — sebae 351.  
 Pythoniden 270, 311.  
 Pythonomorphen 237, 328, 331, 332, 356.

## Q.

- Quadratojugale 248, 385.  
 Quadratum 247, 385.  
 Querstreifen 647.



## R.

- Raben 397, 457.  
 Rabenbein 240.  
 Rabengeier 388.  
 R a b l 272, 395.  
 R a d d e 575.  
 Radiale 243, 382.  
 Radius 242, 381.  
 Raine 405.  
 Rallen 448, 487.  
 Rallenschneppen 480.  
 Ramus mandibularis 267.  
 — maxillaris 267.  
 — ophthalmicus 267.  
 — superficialis 267.  
 Rana reichenbachensis 206.  
 — temporaria 571.  
 — opisthodon 217.  
 — tigrina 224.  
 Raniceps 200.  
 Rappia 222, 223.  
 Raptores 405.  
 Rasselschuppen 310.  
 Rassen des Herings 126.  
 — der Scholle 126.  
 Rasores 387, 405, 406.  
 Ratitae 379, 387, 404.  
 Ratte 537, 553, 569, 680.  
 Raubfische 139.  
 Raubvögel 398, 401, 418.  
 Rebhühner 448, 456, 472, 516, 518.  
 Recurvirostra 395, 494.  
 Red tel 647.  
 Reese 350, 351.  
 Regenbogenhaut des Auges 31.  
 Regenerationsfähigkeit der Amphibien 201.  
 Regenpfeifer, schiefeschnäbeliger 494.  
 — virginischer 432.  
 Regenpfeifervogel 495.  
 Regionen der Fische 90.  
 Regulierung der Flüsse 164.  
 R e h 554, 570, 575, 577, 657, 704.  
 Reiher 404, 432, 438, 479, 491.  
 Reißzahn 670, 675, 676.  
 Renken, Wanderung der 129.  
 Rentier 572, 573, 576, 609, 655, 668, 652, 704.  
 Respiratorische Funktion der Schwimmblase 63.  
 Retina 271, 274, 395.  
 Reusenzähne 44.  
 R e y 484.  
 Rhacophorus 205, 206.  
 — eques 224.  
 — reticulatus 221.  
 — schlegeli 223.  
 Rhamphastus 513.  
 Rhamphophis multimaculatus 339.  
 Rhampholeon brevicaudatus 317.  
 Rhamphorhynchus 411.  
 Rhea 405.  
 Rhinemys 324.  
 Rhinoderma 212.  
 — darwini 218.  
 Rhinolophidae 578, 625.  
 Rhinopithecus 669.  
 Rhinoplax vigil 496.  
 Rhinzeros 554, 559, 605, 606, 611, 693.  
 Rhynchocephalen 238, 242, 530.  
 Rhynchops 49.  
 Rhynchocyon 538, 564, 598, 658, 688.  
 Riechepithel 270, 641.  
 Riechhirn 392, 548, 641.  
 Riechhügel 392.  
 Riechkolben 264.  
 Riechnerv 264, 266.  
 Riechorgan 263.  
 Riechschleimhaut 392.  
 Riechvermögen 23.  
 R i e h l 579.  
 Riesenalk 450.  
 Riesenformen 357.  
 Riesenhirsch 708.  
 Riesenlarven 198.  
 Riesenraubmöve 519.  
 Riesensalamander 198, 225.  
 Riesenschlangen 297, 315, 351, 356.  
 Riesenschwalm 502.  
 Riesenschwalm 502.  
 Rind 530, 608.  
 Ringelnatter 336, 358, 365.  
 Ringhals 370.  
 Ringwulst 272, 395.  
 Rippen 181, 240, 300.  
 Rippenmolch 227.  
 Rodentia 550.  
 Rohrdommel 516.  
 Rohrhühner 424.  
 Rohrsänger 484, 503.  
 R o l l i n a t 578.  
 Romanes 478.  
 R ö m e r 562.  
 Roptropus 312.  
 R ö r i g 305.  
 R ö s e 251, 682.  
 Roosevelt 649, 650, 668.  
 Rostralschild 305.  
 Rotfeuerfisch 340.  
 Rotes Organ der Schwimmblase 60.  
 Rotschwänzen 438.  
 Rotwild 650.  
 Rückenanaastomose 260.  
 Rückenflosse 630.  
 Ruderflug 418.  
 Rückenmark 20, 264, 392.  
 Rückenmarkskanal 378.  
 Rudimentäre Augen 32.  
 R u g e 556.  
 Rumpf 291.  
 Rüssel 663, 664.  
 R ü t i m e y e r 711.  
 Rytella 364.

## S.

- Saatkrahe 431, 507.  
 Säbelantilope 706.  
 Säbelschnäbler 494.  
 Sacculus 38, 280.  
 Saccus vasculosus 191.  
 Säger 449, 467, 497, 513.  
 Sagittiformer Körpertypus 3.  
 Saigaantilope 607.  
 Sakralnerven 269.  
 Sakralwirbel 244, 372.  
 Sakrum 378, 528.  
 Salamander 213, 225, 324.  
 Salamandra atra 196.  
 — caucasica 209.  
 — maculosa 194, 196.  
 Salanganen 477.  
 Salmoniden, Wanderung der 129.  
 Salzgehalt des Wassers 75.  
 Samandaridin 228.  
 Samandarin 228.  
 Samen 287.  
 — Einfluß desselben auf den Fischkörper 78, 123.  
 Samentierchen 70.  
 Samotherium 710.  
 Sana 446.  
 Sandaale 503.  
 Sauerstoffbedarf der Fische 80.  
 Sauerstoffbestimmung im Wasser 80.  
 Sauerstoffgehalt des Wassers 79, 80.  
 Säuger 247, 268, 317, 471.  
 Saugmund 541, 570.  
 Saugnäpfe 614.  
 Saugscheibe des Schiffhalters 11.  
 Saugscheiben 626.  
 Säulenzahn 681.  
 Saurier 240, 241, 243, 245, 248, 252, 266, 267, 287, 530.  
 Sauropsiden 373.  
 Sauropterygier 241.  
 Saxicola 393.  
 Scaptira 305, 312.  
 Scapula 241, 321.  
 Scinciden 311, 315, 342.  
 Scincus 241, 305, 308, 311, 313.  
 Scelidosaurus 366.  
 Selera 271, 273, 394.  
 Sclerotikaling 193, 271, 321, 331, 395.  
 Schabracke 647.  
 Schabrackenschakal 647.  
 Schabrackentapir 697.  
 Schädel 7, 182, 385, 639, 640, 646, 664.  
 — amphikinetischer 248.  
 — mesokinetischer 248.  
 — metakinetischer 248.  
 — stegaler 301.  
 — tropibasischer 533.  
 Schädelknochen 8.  
 Schaf 557, 559.  
 Schaft 403.  
 Schakal 649.  
 Schakupemba 518.  
 Schale 407.  
 Schalenhaut 387.  
 Schambein 244, 381.  
 Schamsitzbein 182.  
 Schauinsland 234, 235, 437.  
 Schaumnest 114.  
 Scheidenpfropf 569.  
 Scheitelloch 246, 263.  
 Schenkeldrüse 346.  
 Schenkelporen 297.  
 Scherenschnabel 497.  
 Schienbein 383.  
 Schild 699.  
 Schilder 292.  
 Schildknorpel 540.  
 Schildkröten 235, 237, 238, 240, 241, 243, 246, 247, 248, 250, 254, 257, 267, 268, 271, 287, 288, 291, 296, 298, 299, 301, 303, 304, 328, 335, 348, 350, 353, 354, 362, 363, 387.  
 Schildpatt 298.  
 Schildschnabel 490.  
 Schilfrohrsänger 433.  
 Schillings 648, 650, 693.  
 Schimpanse 658, 662.  
 Schläfe 309.  
 Schläfenbein 385.  
 Schläfendurchbrüche 180, 249.  
 Schlange 239, 248, 250, 252, 256, 257, 267, 268, 269, 270, 271, 280, 287, 293, 299, 302, 304, 335, 343, 349, 354, 357, 389.  
 Schlangennadler 480, 486.  
 Schlangenhalsvogel 454, 491.  
 Schlangenstörche 487.  
 Schlegel 424, 469.  
 Schleimdrüse 252.  
 Schleimhautsekret des Magens 47.  
 Schlund 253.  
 Schlundzähne der Fische 43.  
 Schlüsselbein 241.  
 Schmarda 577.  
 Schmarotzermilan 519.  
 Schmarotzertum der Fische 157.  
 Schmärtzer 424.  
 Schmerzempfindung 26.  
 Schmidt 500, 525.  
 Schmierdrüsen 554.  
 Schmiergruben 557.  
 Schmutzgeier 494.  
 Schnabel 401, 666.  
 Schnabeligel 561.  
 Schnabeltier 666.  
 Schnauzendrüse 252.  
 Schnecke 280, 281, 282.  
 Schnee 339, 340.  
 Schneeammer 432.  
 Schneehühner 444, 448, 514.  
 Schneeleopard 648.  
 Schneidezähne 362, 564, 687, 701.  
 Schnepfe 434, 436, 479, 480, 494.  
 Sehnurhaare 561, 660.  
 Schomburgk 350, 351, 353, 364, 369.



- Schönnichen 214.  
 Schopffhühner 412, 448.  
 Schopfpinguine 475.  
 Schopfwachteln 518.  
 Schreckfärbung der Fische 148.  
 Schreiner 514.  
 Schröder, Chr. 648.  
 Schuberg 204.  
 Schuhschnabel 495, 518.  
 Schulterblatt 241, 381.  
 Schultergürtel 10, 240, 241, 242, 244, 300.  
 Schultze, Max 276.  
 Schulze, F. E. 645.  
 Schuppen 14 f., 194, 235, 292, 297, 562, 564, 698.  
 Schuppentier 698.  
 Schutzfärbung 408, 648, 649, 650, 651, 652.  
 — der Fische 146 f.  
 — der Tiefseefische 96.  
 Schutzorgane des Auges 278.  
 Schutzstellung 695.  
 Schwalbe 682.  
 Schwalben 422, 424, 434, 435, 436, 439, 446, 477, 483, 502, 513.  
 Schwalm 480.  
 Schwammschicht 407, 408.  
 Schwammspinner 651.  
 Schwan 394, 406, 424, 457, 462, 471, 479, 480, 481, 516.  
 Schwangerschaft 569.  
 Schwanz 622, 633.  
 Schwanzform 7.  
 Schwanzlurche 179, 209.  
 Schwanzquaste 571, 627.  
 Schwanzstachel 561.  
 Schwarmbildung der Fische 124.  
 Schwarzspecht 505.  
 Schwebeeinrichtungen der Fischlarven 122.  
 Schwebeflug 420.  
 Schwein 363, 530, 537, 538, 554, 606, 647, 664, 676, 687.  
 Schweiß 553.  
 Schwellkörper 567.  
 Schwertfisch 630.  
 Schwimmbewegung der Haie 4.  
 — der Rochen 5.  
 Schwimmblase der Fische 60 f.  
 — Funktion derselben 61.  
 Schwimmblasengase 61.  
 Schwimmborsten 631.  
 Schwimmte 486.  
 Schwimmen der Fische 12, 13.  
 Schwimmleistungen der Fische 17.  
 Schwungfeder 413, 415.  
 Scopus 406.  
 Scott 702.  
 Seytrops novahollandiae 485.  
 Seehunde 324, 453, 577, 628, 629, 633, 640, 641, 644, 684.  
 Seeleya 202.  
 Seen, Einteilung nach Fischen 90.  
 Seenadel, Seepferdchen, Brutpflege der 116.  
 Seeotter 632, 676.  
 Seeschildkröten 288, 299, 301.  
 Seeschlange 324, 343, 352.  
 Seeschwalbe 424, 517.  
 Seetaucher 424.  
 Segler 513.  
 Segmentale Anordnung der Schuppen 14.  
 Sehen der Fische 35 f.  
 Sehhügel 263.  
 Sehnerv 266, 395.  
 Sehorgan 262.  
 Sehzellen 278.  
 Seidenschwänze 437.  
 Seihapparat 666.  
 Seitenlinie 26.  
 — Funktion derselben 27.  
 Seitenmuskel 17.  
 Seitenorgane 192, 270.  
 Sekretär 487, 514.  
 Sekundäre Geschlechtszeichen 102.  
 Selenodont 680.  
 Semnopithecus entellus 575.  
 Simon 556.  
 Senegallöwe 656.  
 Sepedon haemachetes 370.  
 Serumreaktion bei Fischen 136.  
 Serval 600.  
 Sesamknochen 450.  
 Seydel 538.  
 Shitkow 574.  
 Siebplatte 524.  
 Siedelsperlinge 477.  
 Siedlecki 205, 206.  
 Siegl 440.  
 Sika 704.  
 Silberfärbung der Fische 146.  
 Silberhaut des Auges 30.  
 Silvinen 433.  
 Sinnesorgane 22, 548.  
 — becherförmige 270.  
 Simon 617.  
 Simroth 294, 304, 437.  
 Singdrossel 438.  
 Sinus urogenitalis 287.  
 Sinushaar 561, 629, 647.  
 Siren 184, 324.  
 — lacertina 199.  
 Sirenen 542, 553, 628, 630, 635, 636, 637, 644, 680, 685.  
 Sitana 354.  
 Sitzbein 244, 381.  
 Sivatherium 710.  
 Skelett 6 ff., 639, 640.  
 Smith 225.  
 Somateria 452.  
 Sommering 394.  
 Sommerschlaf 85.  
 Sonnenralle 410.  
 Sorex 534.  
 Spallanzani 647.  
 Spalax 593.  
 Spannknochen 322.

- Specht 378, 393, 405, 424, 447, 462, 476,  
 482, 505.  
 Spechtmeise 476, 478, 506.  
 Speiche 242.  
 Speiseröhre 44, 386.  
 Spelerpes 222, 355.  
 — bilineatus 199.  
 — ruber 200.  
 Spemann 201.  
 Spencer 464, 465.  
 Sperber 429, 438, 458, 462.  
 Sperbergrasmücke 458, 503.  
 Spermatophor 213.  
 Spermatozoen 70.  
 Spermophilus 539.  
 Speerrichtungen 150, 400.  
 Spezifisches Gewicht der Fischlarven 123.  
 Sphargiden 330.  
 Spheniscidae 404, 405.  
 Spheniscus chiloensis 451.  
 Sphenodon 233, 237, 238, 239, 240, 241,  
 243, 245, 248, 255, 256, 257, 279, 289,  
 295, 296, 301, 344, 346, 368, 519.  
 Sphenoidknochen 250.  
 Sphincter incubatorii 557.  
 Spiegelpfau 481.  
 Spielnester 478.  
 Spießhirsch 658.  
 Spill 424, 429, 430, 431.  
 Spilornis 349.  
 Spinalganglien 268.  
 Spinalnerven 268.  
 Spindelgestalt des Fischkörpers 3.  
 Spinus 513.  
 Spiralklappe des Darmes 45.  
 Spitzmäuse 699.  
 Spongiosa 489, 525.  
 Sporn 554.  
 Sporngänse 514.  
 Spornkuckuck 485.  
 Spornrallen 514.  
 Spritzloch 641, 642.  
 Spritzlochkieme 50.  
 Sprödigkeit der Weibchen 467.  
 Sprosser 469.  
 Sprungschicht der Seen 82.  
 Squalodon 636.  
 Squamata 248, 343.  
 Squamosum 248.  
 Stäbchen 276.  
 Stachelbewehrung der Fische 150.  
 Stachelleguane 364.  
 Stacheln 561, 696, 697.  
 Stachelschwanzsegler 443.  
 Stachelschwein 561.  
 Stachelseince 364.  
 Stammganglien 392.  
 Standvögel 424.  
 Stapes 247.  
 Star 393, 401, 438, 471.  
 Stark 439.  
 Starnoenas 400.  
 Statischer Sinn 280.  
 Statolithen 282.  
 Staurotypus 343.  
 Steatornis 388.  
 — caripennis 502.  
 Steganopodes 406, 409.  
 Stegocephalen 180, 191, 194, 203, 204, 243,  
 246, 247, 298.  
 Stegodon 677.  
 Stegosaurier 246, 297, 346, 366, 371, 392.  
 Steigbügel 531.  
 Steinadler 457.  
 Steinbock 707.  
 Steinböckchen 649.  
 Steinkauz 438.  
 Steinschmätzer 433, 503.  
 Steißfuß 406, 409, 449, 450, 479, 481.  
 Stenodactylus 312.  
 Stenops 530.  
 Stenotherme Fische 83.  
 Steppenbussard 598.  
 Steppenhühner 437.  
 Stercorarius parasiticus 519.  
 Sterilität bei Fischen 74.  
 Sterna 389, 395.  
 Sternalrippen 231.  
 Sternum 240.  
 Stichling, Brutpflege des 113.  
 Stickstoffgehalt des Meerwassers 81.  
 Stieglitz 459.  
 Stielaugen 34.  
 Stimmbänder 257.  
 Stimme 211, 657.  
 Stimmritze 257.  
 Stinkdrüsen 698.  
 Stinktiere 653.  
 Stirnorgan 191.  
 Stirnsinus 710.  
 Stockente 479, 481.  
 Stouthier 645.  
 Störche 418, 431, 432, 434, 455, 462, 478,  
 483, 491.  
 Störe, Wanderungen der 129.  
 Stoßtaucher 492.  
 Stoßzähne 655, 701.  
 Stratum germinativum 286.  
 Strauß 381, 387, 394, 398, 400, 444, 455,  
 479, 514, 515, 520.  
 Straußkuckuck 485.  
 Streifenhügel 263.  
 Strichvögel 424.  
 Strix 388.  
 — aluco 457.  
 — stridula 457.  
 Strom von Reichenbach 527,  
 528, 630, 634.  
 Strukturfalten 458, 460.  
 Struthio 405, 406.  
 Stuhlmann 351.  
 Sturmtaucher 437, 449.  
 Sturmvoegel 492.  
 Sula 393.  
 —, bassana 390.  
 Sultanshuhn 448.



Sumpfschildkröten 299.  
 S u n d e v a l 425.  
 Supination 620.  
 Supraangulare 248.  
 Supraoccipitale 247.  
 Suprascapula 241.  
 Supratemporale 248.  
 Süßwasserschildkröten 343.  
 S u t t o n 554.  
 S w i n h o e 350.  
 Symbiose bei Fischen 160.  
 Synapside Reptilien 302, 326, 327.  
 Syndaktylie 618, 619, 632.  
 Synökie bei Fischen 157.  
 Syrinx 388.  
 Syrrhaptus 401.  
 Sysalis arvensis 471.

## T.

Tachyglossus 560.  
 Tagraubvögel 394, 424.  
 T a k e r 681.  
 T a l p a 530.  
 — coeca 593.  
 Tamandua 589, 617, 666.  
 Tännioformer Körpertypus 3.  
 Tannenhäher 437.  
 Tannysiptera 469.  
 T a n r e k 581.  
 Tapetum lucidum 549.  
 — nigrum 274, 276.  
 Tapir 605, 606, 647, 663, 664.  
 Tarsalia 246, 383.  
 Tarsipes 667.  
 Tarsius 614, 615, 618, 622, 646, 658, 667.  
 Tarsometatarsus 383, 449.  
 Tarsus 182, 245, 246, 334, 383.  
 T a s c h e n b e r g 360.  
 Tastflecken 270, 622.  
 Tastgefühl 647.  
 Tastaare 561.  
 Tastkörperchen 270, 401.  
 Tastnerv 268.  
 Tastorgane 12.  
 Tastsinn 25, 268.  
 Tatusia 527.  
 Tauben 398, 400, 402, 409, 455, 465, 489.  
 Tauchenten 454, 456.  
 Tauchhühnchen 478, 481.  
 Taurotragus gigas 668.  
 Taxeopod 604.  
 Taxeopodie 606.  
 Teichhuhn 471.  
 Teichmolch 209.  
 Tejiden 326, 336, 343, 364, 374.  
 Telemetacarpalia 607.  
 Teleosauria 297.  
 Teleostomi 246.  
 Teleskopaugen 33 f., 394, 395.  
 Temperatur des Wassers 81 f.  
 Tensor patagii 382.  
 Tentakel bei Amphibien 194.  
 Teratoscincus 308, 312, 348.  
 Terrapene 299.  
 Tetracerus quadricornis 708.  
 Testudiniden 328, 354.  
 Testudo 267, 291, 328.  
 — elegans 349.  
 — gigantea 291.  
 — graeca 328.  
 — marginata 349.  
 — polyphemus 255, 304, 350.  
 Tetrabelodon 677.  
 Tetraoerythrin 458.  
 Tetraonidae 405.  
 Thalamus opticus 263.  
 Thalattosuchia 327, 331, 334.  
 Thecodont 249.  
 Thelotornis kirtlandi 370.  
 Theradactylus 319.  
 Theriodontier 250.  
 Theromorphen 242, 301, 362.  
 Thienemann 422, 423, 424, 649.  
 Thilenius 233, 234, 253.  
 Thomas 624, 710.  
 Thorax 612.  
 Thryonomys 562.  
 Thylacinus 527, 603.  
 Thymus 261.  
 Thyroidea 261.  
 Thyroptera 626.  
 Thyropteriden 614, 625.  
 Tibia 245, 246, 383.  
 Tibiale 246.  
 Tibiotarsus 383, 450.  
 Tiefe des Wassers 87.  
 Tiefseeauge 33.  
 Tiefseeexpeditionen 96.  
 Tiefseefische 95.  
 — Schutzfärbung der 96.  
 Tiga 446.  
 Tiger 647, 648, 655.  
 Tiedemann 392.  
 Tiliqua 352.  
 Tims 681, 682.  
 Tinamiden 404.  
 Tinamus 387.  
 Tod der Fische 6.  
 Todus 501.  
 T o l d t 341, 559, 560, 561, 562, 649.  
 Tölpel 492.  
 Tolypeutes 526, 528, 592.  
 Tomistoma 302, 327, 357.  
 T o m m a s i n i, v o n 338.  
 Tomopeatinae 625.  
 Tonerzeugung 257.  
 T o r n i e r 198, 201, 207, 314, 620.  
 T o w n s o n 195.  
 Toxodontia 687.  
 Trachea 255, 256, 387, 542.  
 Trächtigkeitsdauer 569.  
 Trachysaurus 311, 352.  
 Tracti optici 267.  
 Tragfedern 453, 454.  
 Traguliden 691, 700.

- Tragulus napu 652.  
 Tran 629.  
 Tränendrüse 644.  
 Tränennasenkana! 279.  
 Transversum 248.  
 Trappen 400, 480.  
 Trauerzeisig 513.  
 Treron 400.  
 Triceratops 367.  
 Trichechiden 634.  
 Trichechus 633, 527, 542.  
 Trichobatrachus robustus 194.  
 Trichophilus 694, 695.  
 Trichter-Infundibulum 263.  
 Triconodontidae 670.  
 Trionocephalus piscivorus 337.  
 Trikonodont 670, 671, 676, 684.  
 Tringa 394.  
 Trionychidae 250, 288, 299, 324, 335, 336.  
 Trionyx 348.  
 — formosus 337.  
 — hurum 337.  
 — muticus 335.  
 — sinensis 362.  
 — spirifer 335.  
 Trituberkulartheorie 670.  
 Tritonen 192, 324.  
 Trivertebralknochen 592.  
 Trochanter major und minor 245.  
 Trockenzeitschlaf 202, 295.  
 Trommel im Syrinx der Vögel 388.  
 Trommelfell 193, 280, 335, 523, 532, 643.  
 Tropidonotus 268, 322.  
 Tropikvögel 492.  
 Trouessart 578.  
 Truncus arteriosus 258.  
 Truthühner 448, 465, 473, 474, 479, 518.  
 Trutzfärbung der Fische 148.  
 Tschudi 229, 575, 582, 652.  
 Tuatara 233.  
 Tuba Eustachii 280.  
 Tubercula olfactoria 392.  
 Tuberkeln der Walhaut 629.  
 Tuberkulo-sektorialer Zahn 676.  
 Tukan 489.  
 Tullberg 692.  
 Tupaja 622.  
 Tupajiden 693.  
 Tupinambis 248, 268, 374.  
 — nigropunctatus 268, 351.  
 — teguixin 268.  
 Turacin 458.  
 Turacoverdin 458.  
 Türkenente 410, 481.  
 Turmfalke 433, 438.  
 Turmschwalbe 438, 502.  
 Turniciden 474.  
 Turnix sylvatica 463.  
 Tursiops tursio 645.  
 Tydemann 420, 422.  
 Tylopoden 527, 568, 610.  
 Tympanicum 523.  
 Typhlomolge 200, 203.  
 — rathbuni 199.  
 Typlopiden 306, 307.  
 Typlops 305.  
 Typhlotriton andersoni 227.
- U.**
- Uferbewohnende Fische 90, 91.  
 Uhu 479, 480, 514.  
 Ulna 242, 381, 382.  
 Ulnare 243, 450.  
 Ungulata 550.  
 Ungulatenzahn 681.  
 Unke 228, 229.  
 Unpaarzeher 291.  
 Unterarmknochen 182.  
 Unterkiefer 669.  
 Unterkieferdrüse 252.  
 Unterkiefergelenk 531.  
 Unterschenkel 182, 291.  
 Uraniscodon 244.  
 Ureter 287.  
 Urocentrum 364.  
 Urodela 179, 181, 182, 183, 186, 190, 193, 243, 286.  
 Urogenitalsystem 395, 565.  
 Uromastix 248, 254, 255, 311, 362, 364, 365.  
 Uropeltidae 305, 306.  
 Uroplates fimbriatus 315.  
 Uroplatidae 313.  
 Urostyl 278.  
 Ursäuger 524, 525.  
 Ursus lagomyarius 694.  
 Urwale 630, 684.  
 Uterus 287, 289, 387, 565.  
 Utriculus 38, 280.
- V.**
- Vaginalpfropf 578.  
 Valentin 580, 581.  
 Vanellus 408.  
 Varaniden 252, 287, 326, 335, 336, 357, 364, 370.  
 Varanus 243, 244, 255, 266, 268, 326, 385.  
 — acanthurus 364.  
 — griseus 369.  
 — niloticus 491, 362.  
 — salvator 362.  
 Variation, fluktuierende 130.  
 Varietäten (Farben-) der Forelle 148.  
 Vas deferens 287.  
 Velum 539, 540, 541.  
 Venen 189.  
 Venensystem 260.  
 Verdauungsprozeß 47 ff.  
 Verdauungstraktus 268.  
 Vergesellschaftung der Fische 156.  
 Verminlingua 252.  
 Versluys 199, 200, 248.  
 Verunreinigung der Gewässer 76, 164.



Vespertilio borealis 575.  
 — pachypus 614.  
 Vian 432.  
 Vierstreifennatter 334.  
 Viperiden 296.  
 Vipernatter 323.  
 Virchow, H. 528, 604.  
 Viscacha 586.  
 Viszeralskelett 6, 9.  
 Viviparität 71, 118.  
 Voeltzkow 289, 291, 351.  
 Vogel 245, 272.  
 Vogelherde 428.  
 Voigt 465.  
 Vomer 248, 249, 303.  
 Vorderextremität 242.  
 Vorderfuß 291.  
 Vorderhirn 262, 263, 391, 392.  
 Vorratskammer 514, 586.  
 Vulpes 586.  
 — ferilatus 694.  
 Vultur monachus 410.

**W.**

Wabenkröte 188.  
 Wacholderdrossel 440.  
 Wachshaut 401.  
 Wachstum, individuelles 6.  
 Wachtel 432, 435, 443, 448, 475.  
 Wachtelkönig 424.  
 Wadenbein 245, 383.  
 Walfische 324, 437, 559, 577, 627, 628, 629,  
 635, 637, 640, 643, 644, 645, 665.  
 Wallace 464, 500.  
 Wallnister 475, 479.  
 Walroß 660, 686, 700.  
 Wanderratte 574.  
 Wanderungen 2, 573.  
 — Wesen der 129.  
 Wanderzug 424, 574.  
 Wangen 538.  
 Wapiti 575, 656, 704.  
 Warmwasserfische 86.  
 Warnfarben 148, 338, 653.  
 Warzen der Warzenschweine 699.  
 Wasser, chemische und physikalische Eigen-  
 schaften 57 ff.  
 Wasseraufnahme durch die Haut 195.  
 Wasserauge 35.  
 Wasserblüte 79.  
 Wasserfrosch 211, 212.  
 Wassermolch 194.  
 Wassernattern 322.  
 Wasserrallen 424.  
 Wasserratte 580.  
 Wassersäuger 334.  
 Wasserschlängen 306, 334.  
 Wasserspitzmaus 631, 633, 642.  
 Wasserstar 448.  
 Wassertreter 462, 468, 471, 480.  
 Wasserviper 322.  
 Wasserzellen im Magen der Kamele 600.  
 Weber, Max 581, 582, 588, 628, 630.  
 Weberscher Apparat 40.  
 Webervogel 477.  
 Wehrvogel 497.  
 Weichschildkröte 299.  
 Weindrossel 432.  
 Weinland 579.  
 Weismann 713.  
 Weißwal 629, 685.  
 Wendehals 447, 508, 509, 516.  
 Werner 179, 214, 233, 298, 321, 348,  
 350, 351, 369.  
 Werth 510, 511.  
 Wespenbussard 478.  
 West 335, 349.  
 Wickelschwanz 314, 620, 621.  
 Wied-Neuwied, Prinz von 339,  
 350.  
 Wiedehopf 484, 494, 506, 516, 517.  
 Wiederkäuermagen 688.  
 Wiedersheim 188, 191, 214.  
 Wiesenschmätzer 433.  
 Wildenten 470.  
 Wildgänse 428.  
 Winge 587, 624, 669, 681.  
 Winterschlaf 84, 202, 294, 571, 578, 580,  
 581.  
 Winterschlafdrüse 581.  
 Wirbelkörper 7.  
 Wirbelsäule 7, 181, 237, 292, 377, 526, 528.  
 Wisent 598, 611.  
 Wissenschaftliche Erforschung der Fisch-  
 wasser 167.  
 Witwenvogel 464.  
 Wölfe 649, 651, 659.  
 Wollhaarkleid 560.  
 Wombat 592.  
 Wood 575, 653.  
 Woodward 681.  
 Wundernetze 646.  
 Würger 424, 478, 484.  
 Wurmsschlange 305.  
 Wurzelmaus 574.  
 Wüstenhühner 444.  
 Wüstenluchs 600.  
 Wüstentiere 598.  
 Wüstenvaran 369.

**X.**

Xanthophoren 15.  
 Xanthorismus 16.  
 Xenarthra 529, 592, 702.  
 Xenarthrie 590.  
 Xenodon 339.  
 Xenopus 184, 194, 202.  
 Xiphisternum 529, 667.  
 Xiphocercus 315.  
 Xylodes martinicensis 217.

**Y.**

Yak 571.  
 Yung 185, 253.

**Z.**

- Zaglossus 695.  
 Zahn 43, 184, 227, 249, 357—362, 386, 523,  
 535—538, 564, 654, 655, 666, 668—688,  
 699, 701.  
 Zahnersatz 250.  
 Zahnfortsatz 239.  
 Zahnvögel 332, 452.  
 Zahnwale 629, 639, 665, 684.  
 Zahnwechsel 537.  
 Zamenis 308.  
 Zapfen 276, 580.  
 Zaunkönig 435, 478, 484.  
 Zebra 647, 650.  
 Zehen 603.  
 Zeisig 459.  
 Zentral- oder Achsenskelett 7.  
 Ziege 554.  
 Ziegenbock 655.  
 Ziegenmelker 408, 424, 502.  
 Ziesel 573, 581.  
 Ziliarfalten 272.  
 Ziliarfortsätze 273.  
 Ziliarkörper 272, 273.  
 Ziphius 685.  
 Zirbel 263.  
 Zirporgane 348.  
 Zittel 438, 708.  
 Zitzen 538, 557, 628, 636, 660.  
 Zonulafasern 272.  
 Zonurus 364.  
 Zooerythrin 458.  
 Zoofulvin 458.  
 Zoomelanin 458.  
 Zoorubin 458.  
 Zooxanthin 458.  
 Zschokke 525.  
 Zucht der Fische 165f., 168.  
 Zuchtwahl, natürliche und künstliche 131.  
 Zugkurven 377.  
 Zuglinien 377.  
 Zugstraßen 425, 428, 441.  
 Zugvögel 424.  
 Zunge 42, 184, 226, 251, 257, 268, 355,  
 385, 564, 666, 667.  
 Zungenbein 248.  
 Zungenbeinbogen 9.  
 Zungendrüsen 184.  
 Zwerchfell 542.  
 Zwergameisenfresser 621.  
 Zwergflußpferd 640.  
 Zwergmaus 548.  
 Zwischenhirn 191, 262, 263, 265, 267,  
 391.  
 Zwitterbildungen 66.  
 Zyganthrum 240.  
 Zygapophysen 239.  
 Zygomatium 248.  
 Zygosphe 240.

**Berichtigungen.**

Auf Seite 506 ist in der Unterschrift der Fig. 366 zu lesen: **st.** (anstatt c. t.) Ansatzstelle am Schädel.

Auf Seite 507 muß es bei der Unterschrift der Fig. 368, anstatt Buchstaben wie in Fig. 336, heißen: Buchstaben wie in Fig. 366.

Auf Seite 508 bei der Unterschrift der Fig. 370 hat der Schlußsatz zu lauten: **Übrige Bezeichnung wie in Fig. 369.**



---

Verlag von **FERDINAND ENKE** in Stuttgart.

---

Kürzlich erschien:

## **Leitfaden der Biologie der Fische.**

Von **Dr. O. Haempel.**

Mit 55 Textabbildungen. Lex.-8°. 1912. geh. M. 7.—; fein in Leinw. geb. M. 9.—.  
(Einzelausgabe aus „Hilzheimer, Handbuch der Biologie der Wirbeltiere“.)

---

## **Lehrbuch der Zoologie.**

Von **Prof. Dr. J. Kennel.**

Mit 310 Textabbildungen, enthaltend gegen 1000 Einzeldarstellungen.  
Lex.-8°. 1893. geh. M. 18.—.

---

## **Lehrbuch der allgemeinen Tierzucht.**

Von **Dr. G. Pusch**

k. s. Obermedizinalrat, o. Professor für Tierzucht an der tierärztlichen Hochschule  
zu Dresden und Landestierzuchtdirektor.

**Zweite umgearbeitete und vermehrte Auflage.**

Mit 219 Abbildungen. Lex.-8°. 1911. geh. M. 14.—; in Leinw. geb. M. 15.60.

---

Soeben erschienen:

## **Die Methodik der biologischen Milchuntersuchung.**

Von Dozent Oberarzt **Dr. J. Bauer.**

Nebst einem Geleitwort von Prof. Dr. A. Schloßmann.

Mit 15 Textabbildungen. 8°. 1913. geh. M. 3.—; in Leinw. geb. M. 3.60.

---

## **Grundriß der Milchhygiene für Tierärzte.**

Von **Dr. med. vet. W. Ernst**

Städt. Amtstierarzt.

Mit 26 Textabbildungen und 5 farbigen Tafeln. Lex.-8°. 1913.  
geh. M. 8.—; in Leinw. geb. M. 9.40.

---

## **Die Unterdrückung der Fortpflanzungsfähigkeit und ihre Folgen für den Organismus.**

Von **W. Waldschmidt.**

Preisgekrönte Arbeit der medizinischen Fakultät der Universität Tübingen.

Lex.-8°. 1913. geh. M. 4.80.

---

**Braun, Prof. Dr. M., Das zootomische Praktikum.**

Eine Anleitung zur Ausführung zoologischer Untersuchungen für Studierende der Naturwissenschaften, Mediziner, Ärzte und Lehrer. Mit 122 Holzschnitten. gr. 8°. 1886. geh. M. 7.—.

---

**Brenning, Dr. M., Die Vergiftungen durch Schlangen.**

Monographisch bearbeitet. Mit einem Vorwort von Prof. Dr. L. Lewin. gr. 8°. 1895. geh. M. 5.—.

---

**Dünenbuch.** Werden und Wandern der Dünen, Pflanzen- und Tierleben auf den Dünen. Dünenbau. Bearbeitet von Prof. Dr. **F. Solger**, Prof. Dr. **P. Graebner**, Dr. **J. Thienemann**, Dr. **P. Speiser** und Prof. **F. W. O. Schulze**. Mit 3 Tafeln und 141 Textabbildungen. gr. 8°. 1910. geh. M. 10.—; in Leinw. geb. M. 11.20.

---

**Gerlach, Prof. Dr. L., Die Entstehungsweise der Doppel-  
mißbildungen bei den höheren Wirbeltieren.**

Mit 9 Tafeln. Lex.-8°. 1882. geh. M. 10.—.

---

**Gerlach, Prof. Dr. L., Beiträge zur Morphologie u. Morpho-  
gonie.** Untersuchungen aus dem anatomischen Institut zu Erlangen. I. 1883. Mit 3 Holzschnitten und 10 Tafeln. 4°. 1884. geh. M. 12.—.

---

**Gutenäcker, Prof. F., Die Hufkrankheiten des Pferdes,  
ihre Erkennung, Verhütung und Heilung.**

Für Tierärzte und Studierende der Tiermedizin. Mit 106 in den Text gedruckten Abbildungen. Lex.-8°. 1900. geh. M. 11.40; in Leinw. geb. M. 12.60.

---

**Harz, Prof. Dr. C. O., Eine neue Züchtungsmethode des  
Maulbeerspinners, Bombyx Mori L., mit einer krautartigen  
Pflanze.** Lex.-8°. 1890. geh. M. 1.60.

---

**Heincke, Dr. F., Die nutzbaren Tiere der nordischen Meere  
und die Bedingungen ihrer Existenz.** Mit 15 in den Text gedruckten  
Holzschnitten. Lex.-8°. 1882. geh. M. 1.—.

---

**Hoffmann, Prof. L., Das Buch vom gesunden u. kranken Pferd.**

Körperbau und Tätigkeit, Beurteilungslehre, Fütterung und Pflege, Hufbeschlag, sowie die wichtigsten Krankheiten und deren Heilung. Für Offiziere und Pferdebesitzer. **Zweite, neubearbeitete und erweiterte Auflage.** Mit 154 Textabbildungen. gr. 8°. 1909. geh. M. 5.—; in Leinw. geb. M. 6.60.



**Jahrbuch der landwirtschaftlichen Pflanzen- und Tierzucht.** Sammelbericht über die Leistungen in der Züchtungskunde und ihren Grenzgebieten, mit besonderer Berücksichtigung der Züchtungsbiologie. Herausgegeben von **Prof. Dr. R. Müller.** I. Jahrg.: Die Leistungen des Jahres 1903. gr. 8°. 1904. geh. M. 10.—. II. Jahrg.: Die Leistungen des Jahres 1904. gr. 8°. 1905. geh. M. 9.—.

---

**Kitt, Prof. Dr. Th., Was muß jeder Hundebesitzer wissen?** Ein kurzer Leitfaden mit einer Tafel und 21 Textabbildungen. gr. 8°. 1908. geh. M. 2.—; geb. M. 2.40.

---

**Klunzinger, Prof. Dr. C. B., Bodenseefische, deren Pflege und Fang.** Mit 88 Textabbildungen. gr. 8°. 1892. geh. M. 5.—.

---

**Klunzinger, Prof. Dr. C. B., Die Spitz- und Spitzmundkrabben (Oxyrhyncha und Oxystomata) des Roten Meeres.** Mit 2 Tafeln und 13 Textabbildungen. 4°. 1906. geh. M. 10.—.

---

**Kobert, Dr. H. U., Das Wirbeltierblut in mikrokristallographischer Hinsicht.** Mit einem Vorwort von Prof. Dr. R. Kobert und 26 Textabbildungen. Lex.-8°. 1901. geh. M. 5.—.

---

**Kobert, Geh. Rat. Prof. Dr. R., Ueber Gifffische und Fischgifte.** Mit 11 Figuren im Text. Lex.-8°. 1905. geh. M. 1.—.

---

**Kobert, Geh. Rat. Prof. Dr. R., Beiträge zur Kenntnis der Giftspinnen.** Mit 14 Fig. im Text. Lex.-8°. 1901. geh. M. 6.—.

---

**Müller, Prof. Dr. R., Biologie und Tierzucht.**

Gedanken und Tatsachen zur biologischen Weiterentwicklung der landwirtschaftlichen Tierzucht. Lex.-8°. 1905. geh. M. 2.40.

---

**Müller, Prof. Dr. R., Das Problem der sekundären Geschlechtsmerkmale und die Tierzucht.**

Eine wissenschaftliche Untersuchung. Lex.-8°. 1908. geh. M. 2.80.

**Onodi, Dr. A. D., und Flesch, Dr. F., Leitfaden zu Vivisektionen am Hunde.** Nach eigenen anatomischen und experimentellen Untersuchungen. I. Teil (Hals). Mit 8 lithographischen Tafeln. Lex.-8°. 1884. geh. M. 4.—.

---

**Stein, E. H., Tierphysiologisches Praktikum.**

Uebungen aus dem Gebiete der physiologischen Chemie und verwandten Zweigen für Tierärzte und Landwirte. Mit 20 Abbildungen im Text. gr.8°. 1903. geh. M.4.—; in Leinw. geb. M.4.80.

---

**Strasser, Prof. Dr. H., Zur Kenntnis der funktionellen Anpassung der quergestreiften Muskeln.** Beiträge zu einer Lehre von dem kausalen Zusammenhang in den Entwicklungsvorgängen des Organismus. Mit 2 lithogr. Tafeln. Lex.-8°. 1883. geh. M. 4.—.

---

**Strasser, Prof. Dr. H., Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische durch Biegungen des Leibes und der unpaaren Flossen.** Mit Berücksichtigung verwandter Lokomotionsformen. Mit 26 Holzschnitten. Lex.-8°. 1882. geh. M. 4.—.

---

**Sußdorf, Prof. Dr. med. M., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere.** Unter besonderer Berücksichtigung der topographischen Anatomie und der Methodik in den Präparierübungen. I. Band. Mit 171 Abbildungen. Lex.-8°. 1894. geh. M. 16.—. (II. Band im Druck.)

---

**v. Tanhoffer, Prof. Dr. L., Grundzüge der vergleichenden Physiologie und Histologie.** Mit 195 Holzschnitten. gr. 8°. 1885. geh. M. 16.—.

---

**Taschenberg, Prof. Dr. O., Die giftigen Tiere.**

Ein Lehrbuch für Zoologen, Mediziner und Pharmazeuten. Mit 69 Abbildungen. gr. 8°. 1909. geh. M. 7.—; in Leinw. geb. M. 8.—.

---

**Trauttsch, Dr. H., Das System der Zoologie mit Berücksichtigung der vergleichenden Anatomie.** Zum Gebrauche während der Vorlesungen. gr. 8°. 1889. geh. M. 2.80.

---

**Zucker кандl, Prof. Dr. E., Das periphere Geruchsorgan der Säugetiere.** Eine vergleichend anatomische Studie. Mit 19 Holzschnitten und 10 lithogr. Tafeln. Lex.-8°. 1887. geh. M. 7.—.

---

**Zucker кандl, Prof. Dr. E., Ueber das Riechzentrum.**

Eine vergleichend anatomische Studie. Mit 7 lithographischen Tafeln u. 25 in den Text gedruckten Abbildungen. Lex.-8°. 1887. geh. M. 5.—.







**RETURN  
TO →**

LOAN PERIOD 1	2	3
4	5	6

ALL BOOKS MAY BE RECALLED AFTER 7 DAYS

**DUE AS STAMPED BELOW**

INTERLIBRARY LOAN

FEB 14 1990

UNIV. OF CALIF., BERK.

UNIVERSITY OF CALIFORNIA, BERKELEY  
FORM NO. DD0, 15m, 2/84      BERKELEY, CA 94720



294 350

Q4605  
H5

BIOLOGY  
LIBRARY  
G

UNIVERSITY OF CALIFORNIA LIBRARY



